

Laboratório Nacional de Computação Científica
Curso de Pós Graduação em Modelagem Computacional

**Modelagem Computacional da Dinâmica de um
Organismo Marinho**

Por

Ana Paula Camardella Rio Doce

PETRÓPOLIS, RJ - BRASIL

NOVEMBRO DE 2007

Livros Grátis

<http://www.livrosgratis.com.br>

Milhares de livros grátis para download.

MODELAGEM COMPUTACIONAL DA DINÂMICA DE UM
ORGANISMO MARINHO

Ana Paula Camardella Rio Doce

TESE SUBMETIDA AO CORPO DOCENTE DO LABORATÓRIO NA-
CIONAL DE COMPUTAÇÃO CIENTÍFICA COMO PARTE DOS REQU-
SITOS NECESSÁRIOS PARA A OBTENÇÃO DO GRAU DE DOUTOR D.SC.
EM MODELAGEM COMPUTACIONAL

Aprovada por:

Prof. Regina Célia Cerqueira de Almeida, D.Sc.
(Presidente)

Prof. Michel Iskin da Silveira Costa, D.Sc.

Prof. Abimael Fernando Dourado Loula Loula, D.Sc.

Prof. Sandra Mara Cardoso Malta, D.Sc.

Prof. Cláudio José Struchiner, Ph.D.

Prof. Ricardo Coutinho, Ph.D.

PETRÓPOLIS, RJ - BRASIL
NOVEMBRO DE 2007

Rio Doce, Ana Paula Camardella

R585m Modelagem computacional da dinâmica de um organismo marinho /
Ana Paula Camardella Rio Doce. Petrópolis, RJ. : Laboratório Nacional de
Computação Científica, 2007.

xviii, 156 p. : il.; 29 cm

Orientadore(s): Regina Célia Cerqueira de Almeida e Michel Iskin da Silveira
Costa

Tese (D.Sc.) – Laboratório Nacional de Computação Científica, 2007.

1. Animais-população , 2. dinâmica populacional , 3. elementos finitos,
4. acoplamento físico-biológico I. Almeida, Regina Célia Cerqueira de. II.
LNCC/MCT. III. Título.

CDD 577.88

Dê um porre
De calma e suavidade no seu coração...
E ele se enche de coragem.
Carregadinho de doces murmúrios
Suporta os padecimentos da consciência...
É paciente.
Paciência, Coração e Consciência.
Mais que rima,
Solução.

(Beatriz Araujo Lima Coelho - Cadernos do Silêncio)

À vida!

Agradecimentos

Aos Profs. Regina Almeida e Michel Iskin pela oportunidade, confiança e valiosa orientação. Externo, ainda, um agradecimento especial à Profa. Regina, com quem tive o privilégio de trabalhar durante estes anos, por sua amizade, palavras sinceras, incentivo, paciência e dedicação incansável.

Às minhas queridas amigas Cristiane Toniolo, Ana Wyse, Flávia Agostine, Santana Arantes e Amanda Oliveira por toda ajuda e apoio incondicional.

Aos meus caros colegas Boness, Paula Lima, Leonardo Goliatt e, especialmente, ao Erasmo Senger, que tanto me auxiliaram na "Ciência da Computação".

Às queridas Ana Nascimento, Ana Neri e Gazoni pela atenção e apoio técnico e burocrático.

Ainda agradeço aos familiares e amigos de todas as partes que, mesmo sem o saber, contribuíram no processo de realização deste trabalho.

Por fim, agradeço à FAPERJ e à Rede GEOMA pelo inestimável auxílio financeiro.

Resumo da Tese apresentada ao LNCC/MCT como parte dos requisitos necessários para a obtenção do grau de Doutor em Ciências (D.Sc.)

MODELAGEM COMPUTACIONAL DA DINÂMICA DE UM ORGANISMO MARINHO

Ana Paula Camardella Rio Doce

Novembro , 2007

Orientador: Regina Célia Cerqueira de Almeida, D.Sc.

Co-orientador: Michel Iskin da Silveira Costa, D.Sc.

A maioria das espécies marinhas possui um ciclo de vida complexo em que a fase adulta é precedida por uma fase larval pelágica. Os adultos produzem larvas que são soltas na coluna d'água onde elas são influenciadas por processos hidrodinâmicos como advecção e difusão turbulenta. Para os organismos que na maturidade são fixos a um substrato, como as cracas em particular, estudos mostram que estes processos podem afetar diretamente o assentamento das larvas e a dinâmica das populações de adultos. Neste trabalho apresentamos um modelo em Elementos Finitos que permite estudar as interações entre os processos biológicos e oceanográficos na dinâmica de um organismo marinho (craca *Balanus glandula*) com uma fase adulta sésil restrita à linha costeira e uma fase larval planctônica. Alguns cenários são investigados no estudo da variação, ao longo do tempo e do espaço, do número de indivíduos e da distribuição desta população, com o objetivo de entender, explicar e prever como os fatores abióticos e bióticos afetam tais variações. O modelo considerou a dinâmica da população estágio-estruturada tanto de uma única espécie quanto de duas espécies, diferentes padrões idealizados de correntes marinhas, qualidade do habitat, influência da temperatura e reconstrução do campo de velocidades a partir de dados locais.

Abstract of Thesis presented to LNCC/MCT as a partial fulfillment of the requirements for the degree of Doctor of Sciences (D.Sc.)

COMPUTATIONAL MODELING OF A MARINE ORGANISM

Ana Paula Camardella Rio Doce

November, 2007

Advisor: Regina Célia Cerqueira de Almeida, D.Sc.

Co-advisor: Michel Iskin da Silveira Costa, D.Sc.

Most marine benthic invertebrates have a complex life cycle in which the adult phase is preceded by a planktonic larval phase. The passive nature of larval dispersal of these species results in a larval transport governed by hydrodynamic processes like advection and eddy diffusion. The recruitment depends on a variety of physical and biological factors, which include spawning, larval dispersal and survival, larval settlement, metamorphosis, post-settlement events, inter-specific and intra-specific competitions. In order to assess interactions between oceanographic and biological processes that determine the population dynamics of marine organisms with a sessile adult phase restricted to the coastline and a planktonic larval phase, we develop a stage-structured finite element model for the barnacle *Balanus glandula* that inhabits the rocky intertidal zone of central California, USA. As the larval dispersal depends on knowing the flow pattern, we also develop a numerical procedure to couple physical and biological models in a very simple way when the velocity flow field is known of some discrete points of the domain of interest and at a given time. We investigate the effects of different flow patterns and velocity speeds on the abundance and the distribution of this organism as well as the influence of other abiotic interactions such as temperature and habitat quality. The interplay of different intra- and inter-specific competitions is also addressed.

Sumário

1	Introdução	1
2	Modelagem Matemática e Numérica	10
2.1	Modelo Matemático	11
2.2	Modelo Numérico	19
2.2.1	Formulação Variacional	20
2.3	Formulação Discreta	22
3	A Ressurgência Costeira	25
3.1	O Modelo sem Estrutura de Estágios	28
3.1.1	Posição Fixa da Frente de Ressurgência	29
3.1.2	Posição Móvel da Frente de Ressurgência	37
3.2	Modelo com Estrutura de Estágios	38
3.2.1	Posição Fixa da Frente de Ressurgência	40
3.2.2	Posição Móvel da Frente de Ressurgência	42
3.3	Discussão	51
4	Interações Abióticas	53
4.1	A Circulação Oceanográfica Costeira	53
4.1.1	Escoamento ao Longo da Costa	55
4.1.2	Escoamento Convergente	59
4.2	A Qualidade do Habitat	63
4.2.1	Escoamento ao Longo da Costa	63

4.2.2	Escoamento Convergente	64
4.3	Temperatura	68
4.4	Discussão	80
5	Interações Bióticas	82
5.1	Competição Intraespecífica	83
5.1.1	Resultados Numéricos	86
5.2	Competição Interspecífica	90
5.2.1	Resultados Numéricos	96
5.3	Predação	107
5.3.1	Resultados Numéricos	113
5.4	Discussão	122
6	Modelo de Diagnóstico	126
6.1	Modelagem para Determinação do Campo de Velocidades	127
6.2	Resultados Numéricos	130
6.2.1	Campo de Escoamento I	132
6.2.2	Campo de Escoamento II	136
6.3	Discussão	140
7	Conclusão	142
	Referências Bibliográficas	145
	Apêndice	
A		153
A.1	Convergência e estabilidade	153

Lista de Figuras

Figura

2.1	Representação esquemática do modelo: (I) habitat apropriado; (II) habitat inapropriado.	12
2.2	Representação esquemática do modelo sem estrutura de estágios. . .	16
2.3	Representação esquemática dos estágios de desenvolvimento fisiológico da craca <i>Balanus glandula</i> - modelo com estrutura de estágios.	18
3.1	Variação do % de cobertura de adultos ao longo do tempo.	30
3.2	Variação da densidade de larvas ao longo do tempo.	30
3.3	% de cobertura de adultos em equilíbrio para diversas posições da frente de ressurgência ($0, 1 - 100km$).	31
3.4	Densidade de larvas em equilíbrio entre a costa e x_f para diversas posições da frente de ressurgência ($0, 1 - 100km$).	31
3.5	Distribuição da densidade de larvas em equilíbrio para a frente posicionada a $20km$ da costa quando $v_x = 1cm/s$	33
3.6	% de cobertura de adultos em equilíbrio para diversas posições da frente e níveis de advecção iguais a $0, 1$ e $2cm/s$	33
3.7	% de cobertura de adultos em equilíbrio para $x_f = 20km$	35
3.8	Distribuição da densidade de larvas em equilíbrio para $x_f = 20km$. . .	35
3.9	% de cobertura de adultos em equilíbrio para diversas posições da frente e $v_x = 1cm/s$ e $2cm/s$	36
3.10	Distribuição da densidade de larvas em equilíbrio para $v_x = 1cm/s$ e $x_f = 20km$	36

3.11	% de cobertura de adultos para o modelo com a frente móvel.	39
3.12	Níveis de recrutamento durante eventos ressurgência/relaxação.	39
3.13	% de cobertura de adultos para $x_f = 20km$	41
3.14	Densidade de larvas para $x_f = 20km$	41
3.15	% de cobertura de adultos para $x_f = 5km$ e $v_x = 0,3cm/s$	43
3.16	Densidade de larvas para $x_f = 5km$ e $v_x = 0,3cm/s$	43
3.17	% de cobertura de adultos para $x_f = 20km$ e $v_x = 0,3cm/s$	44
3.18	Densidade de larvas para $x_f = 20km$ e $v_x = 0,3cm/s$	44
3.19	% de cobertura de adultos para $x_f = 5km$ e $v_x = 0,65cm/s$	45
3.20	Densidade de larvas para $x_f = 5km$ e $v_x = 0,65cm/s$	45
3.21	% de cobertura de adultos para $x_f = 20km$ e $v_x = 0,6cm/s$	46
3.22	Densidade de larvas para $x_f = 20km$ e $v_x = 0,6cm/s$	46
3.23	% de cobertura de adultos para $x_f = 5km$ e $v_x = 1cm/s$	47
3.24	Densidade de larvas para $x_f = 5km$ e $v_x = 1cm/s$	47
3.25	% de cobertura de adultos para $x_f = 20km$ e $v_x = 1cm/s$	48
3.26	Densidade de larvas para $x_f = 20km$ e $v_x = 1cm/s$	48
3.27	% de cobertura de adultos para o modelo com a frente móvel.	49
3.28	Densidade de larvas junto a costa durante os eventos de relaxação/ressurgência.	49
3.29	Densidade de larvas junto a costa durante o período 1,5 – 2anos.	50
4.1	Representação esquemática dos escoamentos (a) paralelo à costa e (b) convergente.	54
4.2	Distribuição do % de cobertura de adultos reprodutores ao longo da costa resultante do escoamento paralelo com $v_y = 0,25cm/s$	56
4.3	Variação do % de cobertura de adultos ao longo do tempo para escoamento paralelo com $v_y = 0,25cm/s$	56
4.4	Distribuição do % de cobertura de adultos reprodutores ao longo da costa resultante do escoamento paralelo com $v_y = 1cm/s$	57

4.5	Variação do % de cobertura de adultos ao longo do tempo para escoamento paralelo com $v_y = 1cm/s$	57
4.6	Distribuição do % de cobertura de adultos reprodutores ao longo da costa resultante do escoamento paralelo com $v_y = 4cm/s$	58
4.7	Variação do % de cobertura de adultos ao longo do tempo para escoamento paralelo com $v_y = 4cm/s$	58
4.8	Distribuição do % de cobertura de adultos reprodutores ao longo da costa resultante do escoamento convergente com velocidade igual a $0,25cm/s$	60
4.9	Variação do % de cobertura de adultos ao longo do tempo para escoamento convergente com velocidade igual a $0,25cm/s$	60
4.10	Distribuição do % de cobertura de adultos reprodutores ao longo da costa resultante do escoamento convergente com velocidade igual a $1cm/s$	61
4.11	Variação do % de cobertura de adultos ao longo do tempo para escoamento convergente com velocidade igual a $1cm/s$	61
4.12	Distribuição do % de cobertura de adultos reprodutores ao longo da costa resultante do escoamento convergente com velocidade igual a $4cm/s$	62
4.13	Variação do % de cobertura de adultos ao longo do tempo para escoamento convergente com velocidade igual a $4cm/s$	62
4.14	Distribuição do % de cobertura de adultos reprodutores ao longo da costa resultante do escoamento paralelo com $v_y = 0,25cm/s$	65
4.15	Distribuição do % de cobertura de adultos reprodutores ao longo da costa resultante do escoamento paralelo com $v_y = 1cm/s$	65
4.16	Distribuição do % de cobertura de adultos reprodutores ao longo da costa resultante do escoamento paralelo com $v_y = 4cm/s$	66

4.17	Distribuição do % de cobertura de adultos reprodutores ao longo da costa resultante do escoamento convergente com velocidade igual a $0,25\text{cm/s}$	66
4.18	Distribuição do % de cobertura de adultos reprodutores ao longo da costa resultante do escoamento convergente com velocidade igual a 1cm/s	67
4.19	Distribuição do % de cobertura de adultos reprodutores ao longo da costa resultante do escoamento convergente com velocidade igual a 4cm/s	67
4.20	Distribuição do % de cobertura de adultos reprodutores ao longo da costa para $EPC = 12 \text{ dias}$ e $v_y = 0,25\text{cm/s}$	71
4.21	Distribuição do % de cobertura de adultos reprodutores ao longo da costa para $EPC = 12 \text{ dias}$ e $v_y = 1\text{cm/s}$	71
4.22	Distribuição do % de cobertura de adultos reprodutores ao longo da costa para $EPC = 12 \text{ dias}$ e $v_y = 4\text{cm/s}$	72
4.23	Distribuição do % de cobertura de adultos reprodutores ao longo da costa para $EPC = 42 \text{ dias}$ e $v_y = 0,25\text{cm/s}$	72
4.24	Distribuição do % de cobertura de adultos reprodutores ao longo da costa para $EPC = 42 \text{ dias}$ e $v_y = 1\text{cm/s}$	73
4.25	Distribuição do % de cobertura de adultos reprodutores ao longo da costa para $EPC = 42 \text{ dias}$ e $v_y = 4\text{cm/s}$	73
4.26	Distribuição do % de cobertura de adultos reprodutores ao longo da costa para $EC = 19 \text{ dias}$ e $v_y = 0,25\text{cm/s}$	75
4.27	Distribuição do % de cobertura de adultos reprodutores ao longo da costa para $EC = 19 \text{ dias}$ e $v_y = 1\text{cm/s}$	75
4.28	Distribuição do % de cobertura de adultos reprodutores ao longo da costa para $EC = 19 \text{ dias}$ e $v_y = 4\text{cm/s}$	76
4.29	Distribuição do % de cobertura de adultos reprodutores ao longo da costa para $EC = 35 \text{ dias}$ e $v_y = 0,25\text{cm/s}$	76

4.30	Distribuição do % de cobertura de adultos reprodutores ao longo da costa para $EC = 35$ dias e $v_y = 1cm/s$	77
4.31	Distribuição do % de cobertura de adultos reprodutores ao longo da costa para $EC = 35$ dias e $v_y = 4cm/s$	77
4.32	Distribuição do % de cobertura de adultos reprodutores ao longo da costa para diferentes períodos de duração dos estágios larvais e $v_y = 0,25cm/s$	78
4.33	Distribuição do % de cobertura de adultos reprodutores ao longo da costa para diferentes períodos de duração dos estágios larvais e $v_y = 1cm/s$	78
4.34	Distribuição do % de cobertura de adultos reprodutores ao longo da costa para diferentes períodos de duração dos estágios larvais e $v_y = 4cm/s$	79
5.1	Distribuição de adultos reprodutores ao longo da costa resultante do escoamento paralelo com $v_y = 0,25cm/s$	88
5.2	Distribuição de adultos reprodutores ao longo da costa resultante do escoamento paralelo com $v_y = 1cm/s$	88
5.3	Distribuição de adultos reprodutores ao longo da costa resultante do escoamento paralelo com $v_y = 4cm/s$	89
5.4	Distribuição de adultos reprodutores ao longo do substrato rochoso resultante do escoamento paralelo com $v_y = 0,25cm/s$	98
5.5	Distribuição de adultos reprodutores ao longo do substrato rochoso resultante do escoamento paralelo com $v_y = 1cm/s$	99
5.6	Distribuição de adultos reprodutores ao longo do substrato rochoso resultante do escoamento paralelo com $v_y = 4cm/s$	101
5.7	Representação esquemática do escoamento perpendicular à costa.	102
5.8	Distribuição de adultos reprodutores ao longo do substrato rochoso resultante do escoamento perpendicular com $v_x = 0,25cm/s$	103

5.9	Distribuição de adultos reprodutores ao longo do substrato rochoso resultante do escoamento perpendicular com $v_x = 1cm/s$	104
5.10	Distribuição de adultos reprodutores ao longo do substrato rochoso resultante do escoamento perpendicular com $v_x = 0,4cm/s$	105
5.11	Variação do % de cobertura de adultos dominantes e subordinados na costa em relação à velocidade.	106
5.12	Variação do % de cobertura de adultos dominantes e subordinados ao longo do tempo ($v_x = 1,4cm/s; v_y = 0cm/s$).	108
5.13	Distribuição de adultos reprodutores ao longo do substrato rochoso resultante do escoamento paralelo com $v_y = 0,25cm/s$	114
5.14	Distribuição de adultos reprodutores ao longo do substrato rochoso resultante do escoamento paralelo com $v_y = 1cm/s$	115
5.15	Distribuição de adultos reprodutores ao longo do substrato rochoso resultante do escoamento paralelo com $v_y = 4cm/s$	116
5.16	Distribuição de adultos reprodutores ao longo do substrato rochoso resultante do escoamento perpendicular com $v_y = 0,25cm/s$	118
5.17	Distribuição de adultos reprodutores ao longo do substrato rochoso resultante do escoamento perpendicular com $v_y = 1cm/s$	119
5.18	Distribuição de adultos reprodutores ao longo do substrato rochoso resultante do escoamento perpendicular com $v_y = 4cm/s$	120
5.19	Variação das populações de presas e predadores em equilíbrio com relação à velocidade.	123
5.20	Evolução das populações de presas e predadores ao longo do tempo ($v_x = 1,4cm/s; v_y = 0cm/s$).	124
6.1	Campo de escoamento I.	131
6.2	Campo de escoamento II.	131
6.3	Campo de escoamento I ($1cm/s$): distribuição de adultos ao longo da costa.	133

6.4	Campo de escoamento I ($0,25\text{cm/s}$): distribuição de adultos ao longo da costa.	134
6.5	Campo de escoamento I (4cm/s): distribuição de adultos ao longo da costa.	135
6.6	Campo de escoamento II (1cm/s): distribuição de adultos ao longo da costa.	137
6.7	Campo de escoamento II ($0,25\text{cm/s}$): distribuição de adultos ao longo da costa.	138
6.8	Campo de escoamento II (4cm/s): distribuição de adultos ao longo da costa.	139
A.1	Teste de convergência temporal.	154
A.2	Teste de convergência para o refinamento da malha para a variação dos elementos nas direções x e y (a) e na direção x (b).	156

Lista de Tabelas

Tabela

2.1	Parâmetros físicos e biológicos do modelo sem estrutura de estágios.	16
2.2	Parâmetros físicos e biológicos do modelo com estrutura de estágios.	19
4.1	Duração dos estágios de pré-competência (<i>EPC</i>) e de competência (<i>EC</i>) para cada ano considerado.	81
5.1	Parâmetros biológicos das cracas <i>Chthamalus</i> spp..	94
5.2	Parâmetros biológicos das estrelas-do-mar <i>Pisaster ochraceus</i>	110
6.1	Posição das estações (<i>km</i>) e os correspondentes valores da velocidade (<i>cm/s</i>).	132

Capítulo 1

Introdução

Atualmente, talvez mais imperativamente do que em épocas anteriores, é necessário chegar a um consenso de como os sistemas ecológicos funcionam por causa das políticas de decisão que afetam o uso do habitat e das mudanças climáticas. Para compatibilizar uso das terras e sustentabilidade ambiental, social e econômica, e minimizar as conseqüências do aumento da população humana e do uso não sustentável dos recursos naturais, é preciso planejar a ocupação e a conservação dos ambientes, contribuindo para ações que visam conservar ou favorecer a sobrevivência de espécies nativas em seus habitats, bem como fornecer dados para a configuração e localização de reservas naturais.

Um dos principais objetivos da Ecologia Populacional é o estudo da variação do número de indivíduos de uma população, ao longo do tempo e do espaço, com o objetivo de entender, explicar e prever as variações na sua abundância e distribuição. Para isso, é necessário o conhecimento das taxas em que se verificam perdas e ganhos de indivíduos e identificar os fatores que regulam a variação da população. Estes fatores são, freqüentemente, condições climáticas, habitat apropriado, disponibilidade de alimentos e interações com outras espécies, especialmente com competidores, parasitas e predadores [Turchin, 1998]. Assim, o interesse neste estudo não é apenas teórico já que revela-se importante para o controle de pragas, criação de animais, etc.

Tradicionalmente, por se considerar mais difícil o estudo (em pesquisas de

campo e modelagem matemática) dos problemas de densidade populacional simultaneamente no tempo e no espaço do que em uma abordagem focalizada em apenas um desses aspectos, a distribuição e a abundância das populações foram estudadas separadamente. Outro aspecto que contribuiu para o distanciamento dessas linhas de investigação foi o fato de que comumente trabalhava-se com abordagens diferentes na ecologia das plantas e dos animais. Até os dias de hoje, muitos modelos de dinâmica populacional de animais geralmente se focalizam nas flutuações temporais da abundância e os métodos estatísticos para o estudo das populações de plantas se focalizam em sua distribuição espacial [Turchin, 1998]. O desenvolvimento na ecologia matemática seguiu uma divisão similar entre as abordagens espacial e temporal.

Até o início do século XX, os modelos matemáticos para analisar a variação temporal da densidade populacional de uma determinada espécie eram obtidos através da consideração do balanço de nascimentos e mortes de seus indivíduos resultando em equações diferenciais ordinárias (EDO). O primeiro experimento formal para um modelo de dinâmica de população é freqüentemente creditado à Malthus [Tilman e Kareiva, 1997] que, em 1798, apresentou um modelo com o objetivo de obter a descrição matemática do crescimento da população humana. Malthus defendeu que, na ausência de grandes desastres naturais, a população humana cresceria exponencialmente, enquanto os seus recursos cresceriam apenas aritmeticamente [Cantrell e Cosner, 2003]. Portanto, a população esgotaria os recursos do planeta, estando condenada à morte pela fome.

A segunda maior contribuição para a modelagem de populações foi a introdução da auto-regulação populacional através equação logística apresentada por Verhulst, em 1838 [Cantrell e Cosner, 2003]. Em seu modelo, Verhulst considerou que, para a população não crescer exageradamente e nem se extinguir, as taxas de nascimento e mortalidade não devem ser mais constantes, como no modelo Malthusiano, mas devem variar em função da própria densidade populacional.

O início do século XX presenciou um crescimento das idéias teóricas com um

crescente interesse pela dinâmica e variações das populações. As inter-relações das espécies tornaram-se o objeto central de investigação na teoria da comunidade de plantas. Na ecologia animal, o desenvolvimento e o refinamento dos conceitos de nicho e comunidade elucidavam o papel das espécies dentro de sua comunidade. Os modelos matemáticos tornaram-se relevantes e as investigações de Lotka¹, Volterra e Kostitzin trouxeram novos entendimentos e desenvolveram e exploraram novas hipóteses na ecologia [Hallam et al., 1989; Turchin, 1998]. Volterra, em 1926, na tentativa de explicar as oscilações/flutuações nas populações de tubarão e de pequenos peixes da região Adriática, foi um dos primeiros a descrever matematicamente a interação entre duas populações de espécies diferentes, os predadores e suas presas [Tilman e Kareiva, 1997]. O seu trabalho contribuiu para o entendimento de conceitos fundamentais sobre a coexistência de espécies [Hallam et al., 1989].

A introdução dos modelos de Malthus, Verhulst e Volterra, bem como as suas conseqüentes variações, foi uma das principais contribuições para a dinâmica de populações. Eles possuem características comuns, como a natureza determinística (a variação do número de indivíduos das populações e dos fatores que influenciam essas variações não são aleatórias [Hallam et al., 1989]) e a utilização do conceito de balanço populacional. Além disso, a variação temporal da densidade populacional de todos estes trabalhos é expressa em termos de equações diferenciais ordinárias. Todos eles consideram, ainda, o ambiente homogêneo com a população uniforme, quando analisada do ponto de vista espacial. No entanto, os ambientes reais raramente são homogêneos e as populações de todas as espécies são espacialmente estruturadas por recursos limitantes ou condições ambientais propícias, fatores que usualmente encontram-se distribuídos de maneira não uniforme [Begon et al., 1996]. Mesmo em ambientes homogêneos, um número finito de indivíduos

¹ Após formalizar o trabalho pioneiro de Ronald Ross sobre a dinâmica da malária (que inclui populações de vetores e hospedeiros) [Zavaleta e Rossignol, 2004], Lotka, na sua obra clássica "Elements of Physical Biology" de 1925, tentou resolver diversos problemas da biologia empregando abordagens da mecânica, física molecular e físico-química. Como resultado derivou a equação logística a partir dos princípios cinéticos da química, analisou interações em comunidades com 2 e 3 espécies e desenvolveu os primeiros modelos para doenças epidêmicas [Panikov, 1995].

pode ocupar algumas regiões e outras não [Tilman e Kareiva, 1997], ou seja, podem não estar uniformemente distribuídos.

Uma das primeiras linhas de investigação para estudar o papel do espaço dentro da ecologia surgiu com o trabalho de Gause, apresentado em 1935. Realizando experimentos em laboratório com os protozoários dos gêneros *Paramecium* e *Didinium*, Gause observou que, invariavelmente, uma ou ambas as populações se extinguíam, apesar delas coexistirem na natureza [Tilman e Kareiva, 1997]. Gause sugeriu que uma recolonização periódica de uma ou de ambas as espécies, tal como pode acontecer em um habitat natural complexo, era necessária para garantir a coexistência destas populações. Explorando esta idéia, Huffaker realizou uma série de experimentos com duas espécies de pequenos aracnídeos, sendo uma a presa e a outra seu predador, e verificou que estas duas espécies podem colapsar rapidamente para a extinção em pequenos ambientes homogêneos, mas podem persistir por mais tempo em ambientes que foram subdivididos com barreiras para dificultar a dispersão. Poucos trabalhos têm despertado tanto interesse na ecologia espacial como teve este clássico estudo de Huffaker de 1958 [Tilman e Kareiva, 1997], cuja importância marcante consistiu em além de trazer evidências empíricas da influência da escala espacial e da estrutura do ambiente na dinâmica e nas interações das populações, despertar uma crescente atenção aos processos espaciais em numerosos contextos da ecologia.

Desta maneira, estudos de campo, investigações teóricas e experimentais passaram a buscar o entendimento de como a dispersão e a heterogeneidade do ambiente afetam as populações, uma vez que passou-se a entender que o movimento é um processo crítico deste processo, ainda pouco compreendido. Através dele, indivíduos são adicionados ou subtraídos em uma população. Além disso, pode causar alterações nas interações intraespecíficas e interespecíficas, fornecer variabilidade genética e assegurar a persistência de populações.

O desenvolvimento da ecologia matemática contribuiu para o entendimento qualitativo e quantitativo (em menor proporção) das conseqüências do movimento

na dinâmica populacional. O primeiro modelo matemático usado formalmente para descrever a dispersão populacional de uma espécie foi desenvolvido por Skellam (1951), utilizando equações diferenciais parciais (EDP) para modelar a expansão da população de ratos silvestres na Europa. O modelo de Skellam, que considera um movimento por difusão e o crescimento Malthusiano, prediz que a área ocupada por um invasor aumenta linearmente com o tempo [Homes et al., 1994].

Mais recentemente, parte da literatura de modelos ecológicos que descrevem processos populacionais, tais como dispersão, coexistência, invasão biológica, padrões de distribuição espaciais, fragmentação do ecossistema, etc [Homes et al., 1994] é baseada em modelos determinísticos expressos em termos de equações diferenciais parciais (EDP). Estes modelos, além de serem capazes de descrever simultaneamente processos temporais e espaciais que governam a dinâmica populacional, podem incluir informações detalhadas sobre as taxas vitais destas populações e parâmetros biológicos dependentes da densidade. Além disso, permitem considerar situações nas quais o ambiente é homogêneo mas a distribuição inicial da população é não homogênea ou consideram que o ambiente pode ser heterogêneo, possuindo locais favoráveis e hostis para a sobrevivência de uma espécie [Delphin, 2005].

Particularmente para os organismos marinhos que apresentam no início do ciclo de vida um estágio larval planctônico, para os quais a dinâmica das populações de indivíduos adultos é fortemente influenciada pela distribuição e abundância de suas larvas, o uso de modelos matemáticos que incluam informações específicas dos processos oceanográficos e biológicos capazes de descrever a distribuição das larvas relacionados com as diferentes escalas temporal e espacial [Ellien et al., 2000] tornou-se uma ferramenta relevante. Ressalta-se que, nestes casos, experimentos de campo são limitados para possibilitar a completa descrição da dinâmica das larvas, no tempo e no espaço, devido às dificuldades geradas por seu tamanho extremamente pequeno e pelas características do ambiente em que vivem (dimensão, processos hidrodinâmicos, etc.) [Ellien et al., 2000; Levin, 2006; Richards et al.,

1995].

Uma das primeiras iniciativas feitas para a modelar a dinâmica populacional de um organismo marinho sésil com uma fase larval pelágica que inclui os processos de assentamento, reprodução e mortalidade de adultos e dispersão (em mesoescala) e mortalidade de larvas foi apresentada em [Roughgarden et al., 1988]. Neste modelo, considera-se que as larvas são produzidas por adultos, transportadas na coluna d'água por difusão e advecção ao longo da costa, assentam ao colidir com a costa, onde se transformam instantaneamente em adultos reprodutores. O modelo mostra que a população de adultos inicialmente distribuída sobre uma pequena área pode se expandir para locais adjacentes do substrato rochoso por meio da dispersão larval. Possingham e Roughgarden [1990] estenderam o modelo anterior considerando não só o transporte por advecção ao longo da costa, como também o transporte perpendicular a ela. Eles mostraram que, aumentando a velocidade do escoamento ao longo da costa, as larvas eram levadas para longe do habitat rochoso, impedindo que houvesse assentamento suficiente para compensar a mortalidade de adultos e causando a extinção da população.

Mais tarde, Alexander e Roughgarden [1996] introduziram a hipótese de que os pulsos de recrutamento resultam da aproximação e eventual colisão da frente de ressurgência com a zona entre-marés. O processo inclui mudanças na advecção perpendicular à costa em decorrência do movimento da frente de ressurgência.

Posteriormente, Gaylord e Gaines [2000] estenderam o modelo de Roughgarden et al. [1988] e apresentaram uma versão mais detalhada do papel da circulação do oceano na distribuição geográfica das espécies marinhas que possuem uma fase de vida planctônica. Além disso, os autores consideraram que as larvas são produzidas em pulsos no início da estação de reprodução, que durante a fase larval existe um estágio de pré-competência (durante o qual as larvas são incapazes de assentar) e um de competência, e que as larvas assentadas passam por um estágio juvenil antes de atingir a fase adulta reprodutiva. Todos os modelos mencionados anteriormente foram tratados numericamente pelo método de diferenças finitas (MDF).

Neste trabalho, alternativamente, utilizamos método dos elementos finitos (MEF), tendo como base formulações variacionais consistentes e estáveis [Almeida e Silva, 1997]. A metodologia proposta permite flexibilidade em lidar com domínios complexos e é facilmente combinada com os procedimentos adaptativos da malha [Lyra e Almeida, 2002]. O modelo aqui utilizado foi baseado na concepção do ciclo de vida estruturado em quatro estágios distintos, conforme apresentado em [Gaylord e Gaines, 2000]. Portanto, considera-se um modelo bidimensional estágio estruturado, incluindo o transporte de larvas sujeito à vários cenários de circulação. Para construir um mecanismo no qual descrições mais realistas das correntes marítimas pudessem ser consideradas a partir de dados de campo, foi desenvolvido um modelo de diagnóstico para a aproximação do campo real de velocidades. Este modelo foi integrado ao modelo de transporte de larvas e testado para vários cenários idealizados.

A construção do problema discreto é baseada no método de Galerkin usando funções de interpolação bilineares por partes no espaço e o método de Euler implícito para aproximar a derivada temporal. As equações discretas do transporte de larvas e da dinâmica dos adultos formam um conjunto de equações algébricas não lineares, que são resolvidas através do algoritmo preditor-corretor desenvolvido. O modelo numérico foi então utilizado para a simulação de vários cenários, permitindo a investigação das interações entre diversos fenômenos físicos e biológicos. Algumas soluções numéricas apresentadas puderam ser comparadas com a solução analítica e, desta forma, verificou-se a precisão do método utilizado.

Com o principal objetivo de entender, explicar e predizer como os processos de pré- e pós-assentamento podem influenciar a dinâmica dos indivíduos adultos e a estrutura da comunidade bentônica, o desenvolvimento deste trabalho foi organizado na seguinte maneira: no capítulo 2 descreve-se um modelo de referência, que será utilizado ao longo de toda a tese, para o estudo da dinâmica populacional das cracas *Balanus glandula* considerando duas representações do ciclo de vida destes organismos: sem e com estrutura de estágios. Basicamente, este modelo consiste

em uma EDP que descreve a dinâmica das larvas acoplada à uma EDO que descreve a dinâmica dos adultos. Além disto, apresenta-se a metodologia numérica para o tratamento do problema populacional de referência que consiste na aplicação do método de elementos finitos na aproximação das variáveis espaciais e o método de Euler implícito na aproximação das variáveis temporais. Emprega-se, nos capítulos subseqüentes, esta metodologia para resolver numericamente o problema de referência e seus diversos sub-problemas derivados, nos quais se consideram novos fatores físicos e biológicos.

No capítulo 3, investiga-se a interrelação entre os eventos de ressurgência costeira e a dinâmica da população da craca *Balanus glandula*, considerando ambos os modelos sem e com estrutura de estágios. A primeira abordagem nos permite validar e verificar o modelo numérico desenvolvido através da comparação com resultados obtidos através de outras metodologias encontradas na literatura e a segunda nos permite avaliar as principais implicações da ocorrência de fenômenos de ressurgência de diversas intensidades sobre a dinâmica das populações das larvas e das cracas adultas no contexto de um ciclo de vida mais realista, abordagem ainda não apresentada na literatura.

No capítulo 4, estuda-se a influência de alguns fatores abióticos (padrões de circulação oceanográfica costeira, qualidade do habitat e temperatura) que afetam o assentamento larval e, conseqüentemente, a dinâmica das cracas adultas utilizando o modelo com estrutura de estágios. Os estudos realizados considerando-se a qualidade do habitat e a temperatura não são encontrados na literatura para este tipo de modelo.

A influência do processo de transporte de larvas sobre alguns processos bióticos (predação e competições intraespecífica e interespecífica) que ocorrem no habitat rochoso é investigada no capítulo 5. Sob este novo contexto integrado, foi possível avaliar tais interações bióticas segundo novas condições de transporte de larvas e características do ciclo de vida.

No capítulo 6, para explorar melhor os efeitos da dispersão larval sobre a

dinâmica populacional das cracas *Balanus glandula* foi construído um modelo diagnóstico para a aproximação do campo real de velocidades da superfície do oceano na região estudada. Este modelo, que utiliza dados de estações de medição, é baseado no princípio de conservação global de modo que o campo de velocidades reconstruído seja compatível com o esquema de transporte. Isto é, manterá a propriedade de conservação global na mesma malha de elementos finitos usada no modelo de transporte. Esta é uma propriedade necessária para garantir precisão, estabilidade e propriedades de conservação do modelo de interesse.

Finalmente, as implicações dos resultados obtidos são discutidas no capítulo 7, assim como apresentam-se as conclusões e as perspectivas para futuras extensões do trabalho desenvolvido.

Capítulo 2

Modelagem Matemática e Numérica

Entender e prever a distribuição temporal e espacial de organismos está entre os principais objetivos da ecologia populacional. Isto requer o conhecimento de processos locais tais como nascimentos, mortes e interações entre organismos de mesma espécie e de espécies diferentes, e dos processos que redistribuem os organismos no espaço. Nas zonas entre-marés e sub-marés marinhas, muitas espécies são sésseis ou altamente sedentárias quando adultas, com a dispersão ocorrendo predominantemente durante o estágio larval planctônico. Como consequência, particularmente para organismos com período larval que dura de poucos dias até alguns meses, os processos oceanográficos possuem um papel significativo na dinâmica das populações [Siegel et al., 2003]. Este é o caso, por exemplo, das cracas¹ que são crustáceos sésseis abundantes na zona entre-marés de litorais rochosos de todo o mundo. Elas têm um ciclo de vida bastante representativo, pois possuem um ciclo de vida complexo, com duas fases básicas, comum para a maioria das espé-

¹ *As cracas são organismos hermafroditas de fertilização cruzada. Seus ovos se desenvolvem dentro da cavidade do manto dos organismos adultos. Na fase larval, nauplius são liberados no oceano onde passam por seis estágios de desenvolvimento (durante 2-4 semanas), no qual as larvas se alimentam. No final do estágio VI de nauplius transformam-se em larvas cípris. Durante a fase cípris (3-4 semanas), as larvas não se alimentam e procuram por um substrato rígido natural ou artificial (rochas, conchas, corais, plataformas, etc.) submerso antes que suas reservas de lipídeos se esgotem [Ferreira, 2006; Pfeiffer-Hoyt e McManus, 2005]. Comumente, o reconhecimento dos locais do substrato favoráveis ao assentamento baseia-se em sinais químicos associados aos adultos da mesma espécie (conspécíficos) [Tamburri et al., 1992; Zhao e Qian, 1994; Zimmer-Faust e Tamburri, 2004]. Uma vez que encontram este habitat, elas se fixam através de uma substância cimentante [Ferreira, 2006]. Quando adultas, apresentam uma carapaça calcária formada de seis placas imóveis, com abertura para cima coberta por um opérculo formado de um ou dois pares de placas móveis. Estas placas abrem-se permitindo a profusão dos cirros para alimentação por filtração.*

cies marinhas de invertebrados e também para os peixes; além disto, são muito tratáveis, podendo ser identificadas, localizadas e contabilizadas em qualquer fase de sua vida (Roughgarden et al., 1988). Portanto, estes organismos representam um dos poucos casos onde existem dados suficientes para permitir a estimação de parâmetros baseados nas características de sua história de vida [Gaylord e Gaines, 2000].

Como a maior parte das populações costeiras marinhas possui um ciclo de vida de duas fases², entender a dinâmica destas populações é de grande interesse na biologia e na ecologia, pois afeta muitas outras espécies, tanto do ponto de vista de conservação quanto no comercial. Isto motiva o desenvolvimento de modelos para a dinâmica populacional que combinem informações biológicas e físicas. Neste capítulo será definida a modelagem matemática, utilizada ao longo de todo trabalho, da dinâmica populacional das cracas *Balanus glandula* na sua forma mais simples, bem como a metodologia numérica para resolvê-la, para nos capítulos subsequentes abordarmos as peculiaridades inerentes de cada questão tratada.

2.1 Modelo Matemático

O problema considerado consiste em descrever a dinâmica populacional numa região $\Omega \subset \mathbb{R}^2$ ao longo do tempo de um organismo com uma fase adulta sésil ($B \equiv B(y, t)$) restrita à linha costeira (suposta reta e paralela ao eixo y , sem perda de generalidade) e uma fase larval planctônica ($L \equiv L(x, y, t)$) influenciada pelo padrão de circulação do oceano. Estamos focalizando nossa atenção na espécie de craca *Balanus glandula*, a qual fixa-se preferencialmente no espaço desocupado dos substratos rígidos [Gaines e Roughgarden, 1985].

² A complexidade do ciclo de vida da maioria dos invertebrados marinhos bentônicos conduz naturalmente ao reconhecimento da multiplicidade de processos físicos, químicos e biológicos que podem afetar a abundância destas espécies tanto na coluna d'água quanto no habitat bentônico. Inclui-se nestes processos a disponibilidade de alimentos, competições intra- e interespecífica por espaço ou comida, e mortalidade devido à predação, estresse fisiológico (causado por temperaturas, salinidades ou concentrações de oxigênio intoleráveis), doenças ou parasitas. A fase larval inclui ainda a fecundidade dos bentos adultos e sucesso de fertilização, crescimento e duração dos estágios, comportamento larval, dispersão por correntes e turbulência [Eckman, 1996; Pineda, 1994] e transporte devido às marés e ondas internas [Pineda e López, 2002]

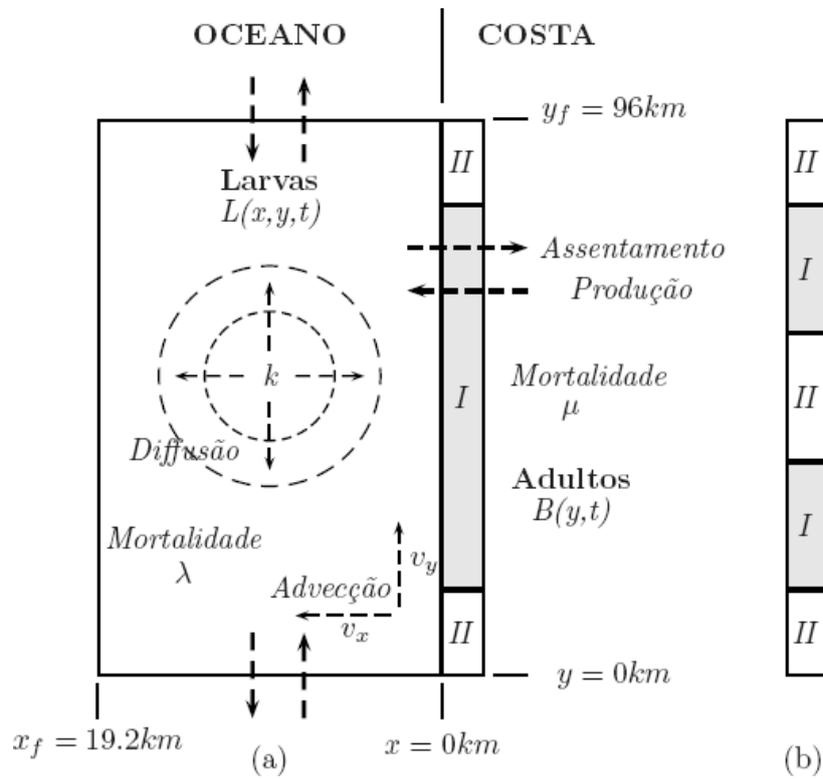


Figura 2.1: Representação esquemática do modelo: (I) habitat apropriado; (II) habitat inapropriado.

A figura 2.1 apresenta de forma esquemática as características e hipóteses utilizadas na construção do modelo, baseado principalmente nos trabalhos de J. Roughgarden e colaboradores [Alexander e Roughgarden, 1996; Connolly e Roughgarden, 1999; Roughgarden et al., 1988, 1994]. Basicamente, assume-se que a costa é reta e coincide com o eixo y . Considera-se que inicialmente somente a parte central da costa seja formada por um substrato apropriado para o assentamento de larvas e que a população de adultos está localizada ao longo deste habitat. As larvas são produzidas pela população de adultos já assentados, sofrem dispersão na coluna d'água por difusão turbulenta k e advecção (caracterizada pelo campo de velocidades $\mathbf{v} \equiv (v_x, v_y)$) e assentam (recrutam) quando colidem com a costa. O modelo assume que as larvas permanecem homogeneamente distribuídas numa coluna d'água de profundidade constante (1 m). Os parâmetros biológicos, tanto para as larvas quanto para os adultos, são médias integradas de idade [Roughgarden et al., 1988]. Os adultos ao longo da costa morrem (morte natural, canibalismo, etc) segundo uma taxa constante μ (independente da densidade) e produzem larvas à uma taxa m . Larvas são assentadas na costa segundo uma taxa que é proporcional ao produto da área livre disponível para assentamento, $F(y, t)$, e a concentração de larvas na coluna d'água imediatamente adjacente à costa no tempo t , denotada por $L(0, y, t)$. A constante de proporcionalidade é designada por c . Cabe ressaltar que algumas alterações destas hipóteses serão tratadas nos capítulos subseqüentes.

A restrição espacial é representada pela seguinte equação:

$$F(y, t) = A(y) - aB(y, t), \quad (2.1)$$

onde $A(y)$ representa a área total disponível para o assentamento de adultos. O produto $aB(y, t)$ quantifica a área já ocupada pela população adulta no tempo t , sendo a a área basal média de um adulto e $B(y, t)$ o número de adultos na costa no tempo t e na posição y .

Usando estas hipóteses, a taxa de variação do número de cracas adultas na costa em relação ao tempo é

$$\frac{dB(y, t)}{dt} = cF(y, t)L(0, y, t) - \mu B(y, t), \quad (2.2)$$

representando o balanço entre a produção ($cF(y, t)L(0, y, t)$) e a mortalidade de adultos ($\mu B(y, t)$).

Assume-se que a população inicial de adultos na costa é conhecida, isto é, $B(y, t = 0)$, representando a condição inicial para a equação diferencial ordinária (2.2).

As larvas produzidas pela população de adultos são consideradas partículas passivas no oceano e sofrem dispersão por difusão turbulenta. O coeficiente de difusão (ou coeficiente de difusão turbulenta) k é assumido constante [Okubo e Levin, 2001]. As larvas também podem ser transportadas por advecção devido às correntes na coluna de água. Este movimento é definido pelo campo de velocidades \mathbf{v} , com componentes v_x (componente da velocidade na direção x) e v_y (componente da velocidade na direção y). Assim, o fluxo total de larvas é dado por $\mathbf{v}L - k\nabla L$, onde $\nabla(\cdot)$ representa o operador gradiente. Além disso, assumiremos que as larvas morrem na coluna d'água segundo a taxa constante λ , independentemente da densidade de larvas. Segundo estas hipóteses, a taxa de variação da densidade de larvas, $L(x, y, t)$, com respeito ao tempo é descrita pela seguinte equação de advecção-difusão-reação:

$$\begin{aligned} \frac{\partial L(x, y, t)}{\partial t} = & -v_x(x, y, t)\frac{\partial L(x, y, t)}{\partial x} - v_y(x, y, t)\frac{\partial L(x, y, t)}{\partial y} \\ & + k \left(\frac{\partial^2 L(x, y, t)}{\partial x^2} + \frac{\partial^2 L(x, y, t)}{\partial y^2} \right) - \lambda L(x, y, t), \quad x \in (0, x_f), y \in (0, y_f), t > 0. \end{aligned} \quad (2.3)$$

Algumas hipóteses são assumidas para o estabelecimento das condições de contorno. Ao longo da costa larvas são assentadas e larvas são produzidas pelos adultos. O fluxo de larvas (na direção normal, para fora da costa) é, então, resul-

tado da diferença entre o fluxo devido a produção de larvas $mB(y,t)$ e o fluxo de assentamento de larvas $cL(0,y,t)F(y,t)$. Assim, a condição de contorno na costa (habitat apropriado) é expressa por

$$v_x(0, y, t)L(0, y, t) - k \frac{\partial L(0, y, t)}{\partial x} \Big|_{x=0} = m B(y, t) - cF(y, t)L(0, y, t). \quad (2.4)$$

Assume-se que no contorno a oeste ($x = x_f$) o fluxo de larvas é nulo (zona de convergência na qual as larvas se acumulam) e que ao sul ($y = 0$) e ao norte ($y = y_f$) o fluxo de larvas decorre apenas do movimento das larvas devido a advecção. Assim, tem-se:

$$v_x(x_f, y, t)L(x_f, y, t) - k \frac{\partial L(x_f, y, t)}{\partial x} \Big|_{x=x_f} = 0; \quad (2.5)$$

$$v_y(x, 0, t)L(x, 0, t) - k \frac{\partial L(x, 0, t)}{\partial y} \Big|_{y=0} = v_y(x, 0, t)L(x, 0, t); \quad (2.6)$$

e

$$v_y(x, y_f, t)L(x, y_f, t) - k \frac{\partial L(x, y_f, t)}{\partial y} \Big|_{y=y_f} = v_y(x, y_f, t)L(x, y_f, t). \quad (2.7)$$

Deve-se notar que as equações (2.2) e (2.3) estão acopladas pela condição de contorno na costa (2.4).

Com relação ao ciclo de vida das cracas, considera-se inicialmente que é composto por dois estágios, cada um representando uma de suas principais fases de vida, como mostra a figura 2.1. Este modelo será denominado “*modelo sem estrutura de estágios*”. Em sua representação, introduzida em [Roughgarden et al., 1988], as larvas são produzidas continuamente e estão prontas para assentar no momento em que são liberadas na coluna d’água pelos adultos reprodutores; ao assentarem no substrato apropriado transformam-se imediatamente em adultos com instantânea capacidade de reprodução.

Os parâmetros físicos e biológicos utilizados neste modelo estão descritos na Tabela 2.1 [Possingham e Roughgarden, 1990]. O coeficiente de difusão turbulenta, k , representa a dispersão de partículas passivas no oceano aberto devido à turbulência. Ele depende da escala do fenômeno considerado. Então, numa escala espacial e temporal apropriada para as larvas de craca, experimentos que acompanham tinturas que se difundem no oceano aberto permitem estimar um valor para k de $10m^2/s$ [Okubo, 1971; Possingham e Roughgarden, 1990].

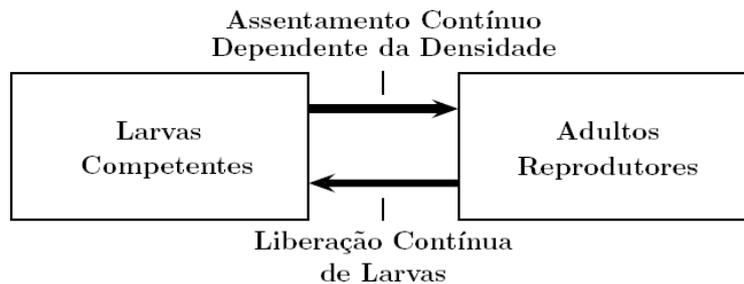


Figura 2.2: Representação esquemática do modelo sem estrutura de estágios.

Tabela 2.1: Parâmetros físicos e biológicos do modelo sem estrutura de estágios.

Parâmetros	Nomenclatura	Valor e Unidade
Área ocupada por uma craca adulta	a	$1 \times 10^{-4}m^2$
Taxa de mortalidade de larvas	λ	$5,6 \times 10^{-7}s^{-1}$
Taxa de mortalidade de adultos	μ	$2,8 \times 10^{-7}s^{-1}$
Taxa de produção de larvas	m	$6,7 \times 10^{-6}s^{-1}$
Coefficiente de assentamento larval	c	$5,6 \times 10^{-6}s^{-1}$

O modelo descrito anteriormente desconsidera duas características importantes que afetam a duração e o padrão da dispersão da maioria das espécies marinhas: os estágios larvais de pré-competência e de competência. O primeiro refere-se ao período de desenvolvimento larval durante o qual as larvas não são fisiologicamente capazes de assentar, mesmo quando em contato com um habitat apropriado. O segundo refere-se ao período de desenvolvimento larval (finito) durante o qual as larvas são capazes de assentar. Segundo [Gaylord e Gaines,

2000], para compensar a ausência destes estágios de desenvolvimento, os valores dos parâmetros biológicos μ , m e c adotados em [Alexander e Roughgarden, 1996; Possingham e Roughgarden, 1990; Roughgarden et al., 1988, 1994] foram sub (m e c) ou superestimados (μ). Entretanto, estas compensações não substituem uma representação mais realista do ciclo de vida destes organismos visto que, em tais modelos, as larvas podiam assentar imediatamente após serem liberadas na coluna d'água, minimizando a dispersão em relação aos seus sítios natais, ou alternativamente vivendo como larvas para sempre [Gaines et al., 2003]. Além disso, quando as larvas assentavam, metamorfoseavam-se em adultos com instantânea capacidade de reprodução.

Para superar as limitações mencionadas e explorar melhor as implicações da dispersão larval, foi introduzida em [Gaylord e Gaines, 2000] uma modificação da formulação original de [Roughgarden et al., 1988]. Nela, foram incluídos dois novos estágios de vida, conforme o diagrama esquemático apresentado na figura 2.1, denominado daqui em diante como “*modelo com estrutura de estágios*”.

No primeiro estágio, as larvas são produzidas em pulsos anuais no início da estação reprodutiva. Isto representa de forma mais precisa os padrões observados na natureza, onde as proles são produzidas sazonalmente ao invés de continuamente ao longo do tempo. No segundo, as larvas liberadas entram em um estágio de pré-competência com duração estimada de três semanas. Durante este período, as larvas são transportadas pelas correntes e não podem assentar mesmo em contato com um habitat apropriado. No terceiro estágio, as larvas passam para um período de competência, durante o qual aquelas que entram em contato com a linha costeira apropriada assentam, saindo da coluna d'água. Este estágio é finito e tem duração similar à do estágio de pré-competência. Assim, todas as larvas que permanecem na coluna d'água após o final deste período perecem. No quarto estágio, as larvas assentadas passam por um período juvenil de vários meses (durante o qual elas morrem a uma taxa μ), antes de alcançarem a maturidade onde estarão preparadas para se reproduzir [Gaylord e Gaines, 2000].



Figura 2.3: Representação esquemática dos estágios de desenvolvimento fisiológico da craca *Balanus glandula* - modelo com estrutura de estágios.

Os parâmetros físicos e biológicos utilizados no modelo com estrutura de estágios estão descritos na Tabela 2.2, como introduzido em [Gaylord e Gaines, 2000]. Deve-se notar que a taxa de produção larval m e o coeficiente de assentamento larval c são funções do tempo, com pulsos de m no início de cada estação reprodutiva (com duração de 12 horas) e c não nulo apenas durante o período de competência. Estes parâmetros atuam diretamente nas equações (2.2) e (2.4). Assim, o fluxo de larvas na costa será diferente de zero apenas durante os períodos reprodutivo e de competência larval. O fluxo devido à produção de larvas ($mB(y,t)$) é positivo na equação 2.4 no período reprodutivo; o fluxo devido ao assentamento de larvas ($cL(0,y,t)F(y,t)$) durante o estágio de competência é negativo na equação 2.4 (pois resulta na saída de larvas da coluna d'água) e positivo na equação 2.2 (pois representa a geração de adultos juvenis).

Tabela 2.2: Parâmetros físicos e biológicos do modelo com estrutura de estágios.

Parâmetros	Nomenclatura	Valor e Unidade
Área ocupada por uma craca adulta	a	$1 \times 10^{-4} m^2$
Taxa de mortalidade de larvas	λ	$5,6 \times 10^{-7} s^{-1}$
Taxa de mortalidade de adultos	μ	$2,2 \times 10^{-8} s^{-1}$
Taxa de produção de larvas	$m(t)$	0 ou $3,2 \times 10^{-3} s^{-1}$
Coeficiente de assentamento larval	$c(t)$	0 ou $5 \times 10^{-5} s^{-1}$
Período de pré-competência larval	d_1	$1,8 \times 10^6 s$
Período de competência larval	d_2	$1,8 \times 10^6 s$

2.2 Modelo Numérico

Nesta seção será apresentado o método numérico utilizado para resolver os modelos matemáticos descritos na seção anterior, de modo a aproximar $L(x, y, t)$ e $B(y, t)$. Neste trabalho, o modelo numérico proposto tem como base o método dos elementos finitos [Hirsch, 1988; Hughes, 2000]. O primeiro passo para resolver aproximadamente uma dada equação diferencial usando o método dos elementos

finitos consiste em reformular o problema dado (formulação forte) numa formulação variacional equivalente (formulação fraca) [Rektorys, 1980]. Em seguida, em função da formulação variacional estabelecida e dos requisitos de estabilidade e precisão, os espaços de dimensão finita são construídos usando polinômios por partes. Com esta metodologia, além de ter sólida base matemática, é possível representar complicadas geometrias, quaisquer condições de contorno e tratar de forma relativamente fácil propriedades variáveis e não linearidades. Estas características são particularmente desejáveis em se tratando do problema de interesse. Desta forma, a metodologia a ser apresentada a seguir, permite bastante flexibilidade para a simulação de domínios complexos com eventual inclusão de procedimentos de adaptação de malha. Este último procedimento, a ser utilizado neste trabalho, permitiu simular as mudanças no domínio quando eventos de ressurgência e relaxação estão presentes [Rio Doce et al., 2005a].

2.2.1 Formulação Variacional

Consideraremos, inicialmente, o problema de transporte de larvas que consiste em: Determinar $L(x, y, t)$ tal que

$$\begin{aligned} & \frac{\partial L(x, y, t)}{\partial t} + v_x \frac{\partial L(x, y, t)}{\partial x} + v_y \frac{\partial L(x, y, t)}{\partial y} - \\ & -k \left[\frac{\partial^2 L(x, y, t)}{\partial x^2} + \frac{\partial^2 L(x, y, t)}{\partial y^2} \right] + \lambda L(x, y, t) = 0, \end{aligned} \quad (2.8)$$

em $x \in (0, x_f)$, $y \in (0, y_f)$, $t > 0$, com as condições de contorno (2.4-2.7) e a condição inicial $L(x, y, 0) = L_0(x, y)$.

Aqui, $L(x, y, t)$ é a distribuição da densidade de larvas em $(x, y) \in \Omega \equiv (0, x_f) \times (0, y_f)$ no tempo $t \in I \equiv (0, T)$, onde T é um tempo dado.

Com a finalidade de obter uma solução numérica para este problema, devemos reformulá-lo de modo que passe a admitir condições menos restritivas para a sua solução. A esta reformulação dá-se o nome de formulação fraca. Para a obtenção da solução fraca, formula-se variacionalmente o problema exigindo que a

igualdade

$$\int_{\Omega} \left[\frac{\partial L(x, y, t)}{\partial t} + v_x \frac{\partial L(x, y, t)}{\partial x} + v_y \frac{\partial L(x, y, t)}{\partial y} - k \left(\frac{\partial^2 L(x, y, t)}{\partial x^2} + \frac{\partial^2 L(x, y, t)}{\partial y^2} \right) + \lambda L(x, y, t) \right] \phi \, d\Omega = 0 \quad (2.9)$$

seja satisfeita para todo $\phi(x, y)$ pertencente ao espaço V das funções peso. Para que (2.9) tenha sentido assumimos que $L \in S$ tem regularidade suficiente. Assim, considerando o espaço $L_2(\Omega)$ (espaço das funções quadrado integráveis) e o espaço de Hilbert definido por

$$H^1(\Omega) = \left\{ \phi : \phi \in L_2(\Omega), \frac{\partial \phi}{\partial x} \text{ e } \frac{\partial \phi}{\partial y} \in L_2(\Omega) \right\},$$

define-se $S = H^1(\Omega)$, onde S é denominado o espaço de densidades populacionais admissíveis.

Integrando os termos difusivos de segunda ordem e a componente x do termo convectivo de primeira ordem por partes a fim de introduzir as condições de contorno naturais (2.4)-(2.7), e assumindo que o campo de velocidades é constante, obtemos a formulação fraca associada ao problema (2.8), que consiste em: Encontrar $L \in S$, para todo $t \in I \equiv (0, T)$, tal que

$$\begin{aligned} & \int_{\Omega} \frac{\partial L}{\partial t} \phi \, d\Omega - v_x \int_{\Omega} L \frac{\partial \phi}{\partial x} \, d\Omega + v_y \int_{\Omega} \frac{\partial L}{\partial y} \phi \, d\Omega + \\ & + k \left(\int_{\Omega} \frac{\partial L}{\partial x} \frac{\partial \phi}{\partial x} \, d\Omega + \int_{\Omega} \frac{\partial L}{\partial y} \frac{\partial \phi}{\partial y} \, d\Omega \right) + \lambda \int_{\Omega} L \phi \, d\Omega - \\ & - \int_0^{y_f} [mB(y, t) - cF(y, t)L(0, y, t)] \phi|_{x=0} \, dy = 0, \quad \forall \phi \in S, \, t \in I, \end{aligned} \quad (2.10)$$

com $L(x, y, 0) = L_0(x, y)$.

2.3 Formulação Discreta

A formulação totalmente discreta é obtida usando-se o Método dos Elementos Finitos para a discretização espacial e o Método das Diferença Finitas para a discretização temporal. Para a discretização espacial, considera-se uma partição do domínio Ω em N_{el} elementos Ω_e , tal que $\bar{\Omega} = \bigcup_{e=1}^{N_{el}} \bar{\Omega}_e$ e $\bigcap_{e=1}^{N_{el}} \Omega_e = \emptyset$ (conjunto vazio). Para a discretização no tempo, considere $0 = t_0 < t_1 < \dots < t_N = T$ como a subdivisão de I e seja $I_n = (t_{n-1}, t_n)$ e $\Delta^n t = t_n - t_{n-1}$. Por simplicidade, adotaremos $\Delta^n t = \Delta t$, isto é, a subdivisão de I é uniforme e Δt é constante.

No método de Galerkin, as funções peso são feitas iguais às funções admissíveis. Assim, as contrapartidas em dimensão finita de S e V são S^h e V^h , respectivamente, com S^h e $V^h \subset V$, tais que

$$S^h = V^h = \left\{ L^h \mid L^h \in C^0(\Omega), L^h|_{\Omega_e} \in P^1(\Omega_e) \right\},$$

onde P^1 é o conjunto de polinômios bilineares definidos em cada elemento Ω_e . Utilizando o Método de Euler Implícito para discretizar a derivada temporal, temos que o problema completamente discretizado consiste em: encontrar $L_n^h \in S^h$, $n = 1, \dots, N$, tal que

$$\begin{aligned} & \int_{\Omega} L_n^h \phi^h d\Omega - v_x \Delta t \int_{\Omega} L_n^h \frac{\partial \phi^h}{\partial x} d\Omega + v_y \Delta t \int_{\Omega} \frac{\partial L_n^h}{\partial y} \phi^h d\Omega + \\ & + k \Delta t \int_{\Omega} \left(\frac{\partial L_n^h}{\partial x} \frac{\partial \phi^h}{\partial x} + \frac{\partial L_n^h}{\partial y} \frac{\partial \phi^h}{\partial y} \right) d\Omega + \lambda \Delta t \int_{\Omega} L_n^h \phi^h d\Omega + \quad (2.11) \\ & \Delta t \int_0^{y_f} c F_n L_n^h(0, y) \phi^h(0, y) dy - \Delta t \int_0^{y_f} m B_n \phi^h(0, y) dy = \int_{\Omega} L_{n-1}^h \phi^h d\Omega, \\ & \forall \phi^h \in V^h. \end{aligned}$$

No n -ésimo passo de tempo, as funções de elementos finitos são definidas como

$$L_n^h(x, y, t_n) = \sum_{j=1}^{N_{np}} N_j(x, y) L_{j,n}^h \quad \text{para } x, y \in \Omega;$$

$$\phi^h(x, y) = \sum_{j=1}^{N_{np}} N_j(x, y) \phi_j^h \quad \text{para } x, y \in \Omega,$$

onde $L_{j,n}^h$ é o valor de L^h no nó j no espaço e no tempo t_n . ϕ_j^h é o valor da função peso no nó j e N_{np} é o número total de nós da malha de elementos finitos. N_j é a função de interpolação para o nó j , sendo bilinear por partes. Substituindo estas definições em (2.11) obtemos um sistema de equações algébricas com N_{np} incógnitas, cuja solução depende de conhecer a distribuição da população de adultos na costa (B_n) em cada tempo t_n .

A distribuição de adultos na costa em cada passo de tempo t_n é obtida utilizando o método de diferenças finitas de Euler implícito na equação (2.2), resultando em

$$B_n(y) = \frac{B_{n-1} + \Delta t c A L_n(0, y)}{[\Delta t c a L_n(0, y) + \Delta t \mu + 1]}. \quad (2.12)$$

A solução de (2.12) depende de conhecer a densidade de larvas na costa ($L_n(0, y)$) no tempo considerado (t_n). Para resolver o sistema de equações não lineares originado por (2.11) e (2.12) foi desenvolvido o algoritmo de predição-correção apresentado a seguir.

1. $B_0; L_0; t_0; T$ e nt	# dados iniciais
$\Delta t = T/nt; t = t_0$	
2. $n = 1, nt$	# iteração no tempo
$t = t + \Delta t$	
$B_n^0 = B_{n-1}; L_n^0(0) = L_{n-1}(0)$	# fase preditora
3. $j = 1, n_c$	# fase corretora
determinar B_n^j usando B_{n-1} e L_n^{j-1}	por eq. (2.12)
determinar L_n^j usando L_{n-1} e B_n^j	por eq. (2.11)
IF $ B_n^j(y) - B_n^{j-1}(y) < tol$	GOTO 4
4. $B_n = B_n^j; L_n = L_n^j$	

Algoritmo Preditor-corretor.

O algoritmo preditor-corretor possui duas fases que são resolvidas em cada passo de tempo n , $n = 1, \dots, nt$, onde nt é o número total de passos no tempo. O processo iterativo começa com uma predição inicial para os valores de B_n e L_n , denotados por B_n^0 e L_n^0 , onde o superescrito representa o número do passo iterativo j . O valor de B_n^j é então corrigido usando (2.12), conhecidos B_{n-1} e L_n^{j-1} . Tal resultado, assim como a distribuição de densidade de larvas no tempo anterior, são utilizados para determinar o valor corrigido de L_n^j através de (2.11). Este processo de correção é limitado em n_c vezes e a convergência é alcançada quando $\max_{y \in [0, y_f]} |B_n^j(y) - B_n^{j-1}(y)| < tol$, onde tol é a tolerância pré-definida.

Esta é, portanto, a estrutura básica do método numérico desenvolvido para resolver o problema de interesse. Suas principais características serão demonstradas através das diversas simulações que serão apresentadas nesta tese.

Capítulo 3

A Ressurgência Costeira

O litoral do Pacífico Norte Americano possui um dos ambientes marinhos mais estudados da face da Terra, tanto ecologicamente quanto oceanograficamente. Por este motivo, considera-se que esta é uma excelente região para se investigar as relações entre os processos oceanográficos e a dinâmica das comunidades de bentos¹ [Connolly e Roughgarden, 1999]. Neste sentido, muitos modelos baseados em experimentos e observações de campo vêm sendo desenvolvidos para descrever, explicar e prever as grandes flutuações na abundância do estoque das populações de cracas que habitam as regiões entre-marés causadas pelos padrões de recrutamento de suas larvas (ou, causadas, em grande parte, pelos pulsos de recrutamento) ao longo da costa central da Califórnia. Tais modelos têm considerado que a dinâmica destas populações de cracas refletem a dinâmica do sistema de correntes marítimas da Califórnia [Alexander e Roughgarden, 1996] como veremos ao retomá-los a seguir.

Nesta região, uma corrente flui em direção ao sul passando pela costa dos estados do Oregon e da Califórnia, nos Estados Unidos. Esta corrente é denominada Corrente da Califórnia. Durante a primavera e o verão no hemisfério norte (março-agosto), ventos que sopram paralelos à costa em direção ao sul, provocam o afastamento das águas mornas desta corrente. Quando essas águas afastam-se da costa, há uma subida das águas frias da Contra-corrente da Califórnia que cir-

¹ *Animais ou vegetais que vivem no fundo do mar (nas regiões litorâneas ou abissais) ou dos lagos.*

culam abaixo e no sentido contrário às águas da Corrente da Califórnia. Estas águas oceânicas profundas chegam até a superfície trazendo consigo diversos nutrientes, que acabam por fertilizar o mar costeiro. Este fenômeno é conhecido por ressurgência².

A ressurgência costeira é um fenômeno dinâmico importante dentre os processos de circulação que atuam sobre a plataforma continental, pois, além de influenciar a dinâmica populacional das espécies marinhas costeiras, aumenta a produtividade biológica local³. Em contato com a costa as águas de ressurgência acumulam larvas de cracas e de outros meroplânctons⁴ da zona entre-marés. As águas frias de ressurgência movem-se perpendicularmente a costa, em direção ao mar, e interceptam as águas superficiais da Corrente da Califórnia, onde é formada uma frente que delimita suas águas, isto é, um limite frontal. Assume-se, por hipótese, que este limite atua como uma zona de convergência na qual organismos, tais como as larvas de cracas, se acumulam [Alexander e Roughgarden, 1996]. A localização da frente depende da intensidade dos ventos que causam a ressurgência. Quando os ventos são fortes, a frente é empurrada para longe da costa e carrega as larvas da zona entre-marés para longe de suas áreas de colônia.

² A ressurgência costeira é um fenômeno de mesoescala (100km) [Carbonel e Valentin, 1999] causado quando ventos persistentes ao longo da costa impulsionam o deslocamento de grande quantidade de água das camadas superficiais (dentro da camada de Ekman) em direção ao alto mar em um processo descrito pelo transporte de Ekman (relacionado à força de Coriolis, este transporte é ortogonal à direção do vento: para a direita no Hemisfério Norte e para a esquerda no Hemisfério Sul).

³ As áreas de ressurgência representam menos de 1% da superfície total dos oceanos e contribuem com 50% do estoque pesqueiro mundial [Gill, 1982]. Durante o fenômeno da ressurgência, nutrientes que repousam no fundo são levados até as camadas iluminadas do mar e são utilizados pelos fitoplânctons, através da fotossíntese, provocando um grande aumento em suas populações. Essas microalgas, que são o início da cadeia alimentar marinha, se constituem em alimento dos zooplânctons que crescem mais rapidamente servindo de alimentos para peixes e outros organismos marinhos que também se desenvolvem em grandes quantidades, favorecendo a produção pesqueira. As zonas de ressurgência consideradas mais importantes estão localizadas na costa oeste dos Continentes Americano (Califórnia, Chile e Peru, no Oceano Pacífico) e Africano (Mauritânia e Namíbia, no Oceano Atlântico). Na costa leste dos continentes o afloramento é considerado incomum e possui intensidade menor quando comparada com os eventos que acontecem no lado oeste, como é o caso de Cabo Frio (RJ) e Cabo de Santa Marta (SC), no Brasil [Gomes, 2006].

⁴ Meroplâncton - grupo composto de animais que passam apenas uma fase (geralmente a larval) de seu ciclo de vida como plâncton. Estas larvas fazem parte do Nécton (no caso das larvas de peixe) ou dos Bentos (como a maioria das larvas meroplânctônicas, por exemplo: larvas de cracas, camarões, caranguejos, ouriços, estrelas do mar, anêmonas, alguns moluscos, etc.).

Quando os ventos são fracos a frente não se afasta muito da costa. Se a relaxação ocorrer, a frente pode colidir com a costa e depositar as larvas, produzindo um evento denominado recrutamento.

Como mencionado no capítulo anterior, as larvas da craca *Balanus glandula* vivem algumas semanas na coluna d'água e se não assentarem até o final do estágio de competência larval elas morrem. Então, para comprovar o fato de que durante os fortes eventos de ressurgência as larvas das cracas são carregadas para uma distância suficientemente longe do habitat adulto de forma que impossibilite seu retorno dentro do período de competência, resultando, assim, numa baixa taxa de recrutamento, foram analisadas amostras de zooplânctons no último estágio de vida larval [Roughgarden et al., 1988]. Em 1982, larvas da craca *Balanus glandula* foram coletadas a mais de 81km da costa; em 1983 a distância caiu para 9km e em 1984 elas alcançaram 153km. Estas observações coincidem com os índices de ressurgência e com o recrutamento de cracas daqueles anos. Além disso, dados de 1988 dos pulsos de recrutamento das cracas *Balanus glandula* e *Chthamalus* spp. da zona entre-marés mostram que os pulsos de recrutamento perto da Península de Monterey, Califórnia, corresponderam aos períodos em que uma massa d'água morna de baixa salinidade chegou à costa e substituiu as águas frias de alta salinidade da ressurgência. As características destas massas d'água indicam que elas são provenientes da Corrente da Califórnia [Alexander e Roughgarden, 1996]. Assim, as considerações apresentadas, juntamente com a suposição de que as larvas permanecem distribuídas dentro de um nível de profundidade constante (na camada de Ekman) e que são transportadas passivamente na coluna d'água, justificam e constituem-se nas bases de desenvolvimento dos modelos desenvolvidos na literatura para representar os pulsos de recrutamento observados na Califórnia Central. Por sua vez, esta tese vem a contribuir na direção da elaboração de um modelo mais abrangente, que integra os fenômenos hidrodinâmicos, como a ressurgência, com os biológicos, no contexto das diversas relações inter- e intraespecíficas possíveis.

Na seqüência deste capítulo, utilizaremos o modelo apresentado no capítulo

anterior para investigar a interrelação entre diversos tipo de eventos de ressurgência com a dinâmica da população da craca *Balanus glandula*, considerando ambos os modelos sem e com estrutura de estágios. A primeira situação nos permite validar e verificar o modelo numérico desenvolvido através da comparação com os resultados apresentados em [Alexander e Roughgarden, 1996]. A segunda nos permite avaliar as principais implicações da ocorrência de fenômenos de ressurgência de diversas intensidades sobre a dinâmica das populações das larvas e das cracas adultas no contexto de um ciclo de vida mais realista. O estudo da convergência e estabilidade das soluções numéricas é apresentado no Apêndice A.

3.1 O Modelo sem Estrutura de Estágios

Nesta seção, utiliza-se a representação do ciclo de vida das cracas sem estrutura de estágios e a metodologia descritas no capítulo anterior para determinar a influência dos processos oceanográficos durante a ressurgência costeira sobre a dinâmica da população da craca *Balanus glandula* ao longo da costa rochosa. Em todas as simulações numéricas foram considerados que inicialmente nenhum adulto está presente na costa e 32 000 larvas por $100m^2$ são introduzidas na coluna d'água adjacente a linha costeira. Além disso, o coeficiente de difusão turbulenta é assumido constante ($k = 10m^2/s$), pré-estabelecemos $tol = 1 \times 10^{-3}$, utilizamos uma malha com 30×60 elementos e passo no tempo $\Delta t = 8h$. Também considerou-se que a linha costeira é inteiramente formada por um substrato rochoso apropriado para o assentamento das cracas e os fluxos de larvas são nulos nos limites norte e sul da região. Estas últimas hipóteses permitem comparar os resultados obtidos com uma solução analítica referente a um problema similar unidimensional. Os experimentos que serão apresentados a seguir referem-se a duas situações distintas da frente de ressurgência. Inicialmente a posição da frente será mantida fixa, em distintas posições, e em seguida serão analisados fenômenos subseqüentes de ressurgência e relaxação, para os quais a posição da frente é considerada móvel.

3.1.1 Posição Fixa da Frente de Ressurgência

O primeiro experimento tratado considera que a frente de ressurgência está a uma distância fixa da costa ($x_f = 20km$) e que o transporte de larvas ocorre apenas por difusão. A figura 3.1 mostra a evolução do % cobertura de adultos na costa ao longo do tempo. A população de adultos aumenta como resultado do assentamento de larvas e, a partir de um dado instante (em torno dos 180 *dias*), ela não mais varia pois o equilíbrio entre o assentamento de larvas e a mortalidade dos adultos é alcançado. A evolução da densidade de larvas junto a costa ao longo do tempo é ilustrada na figura 3.2. Inicialmente a densidade de larvas aumenta em decorrência da reprodução dos adultos e permanece constante quando o equilíbrio entre a produção de larvas pelos adultos, a mortalidade, o assentamento das larvas e a difusão é atingido.

A figura 3.3 ilustra o efeito da distância da frente em relação à costa sobre o % de cobertura das cracas adultas em condição de equilíbrio. Quando a frente está mais próxima da costa, a uma distância inferior a $15km$, a taxa de recrutamento aumenta resultando em percentuais de equilíbrio mais altos. A uma distância maior do que $15km$, o efeito da posição da frente sobre a população de adultos é desprezível.

A distribuição da densidade de larvas em equilíbrio entre a região adjacente a linha costeira e a frente de ressurgência pode ser observada na figura 3.4, que mostra o acúmulo de larvas junto a costa que decai exponencialmente na direção do mar.

A inclusão da advecção no transporte das larvas influencia fortemente sua dinâmica e, por conseqüência, também atua intensamente sobre a dinâmica dos adultos. Tais efeitos serão observados nas simulações a seguir. Como feito anteriormente, assume-se que a frente de ressurgência continua fixa a uma determinada distância da costa. A figura 3.5 mostra a distribuição da densidade de larvas em condições de equilíbrio para a frente localizada a $20km$ da costa durante um evento fraco de ressurgência ($v_x = 1cm/s$ e $v_y = 0cm/s$). Percebe-se o acúmulo de larvas

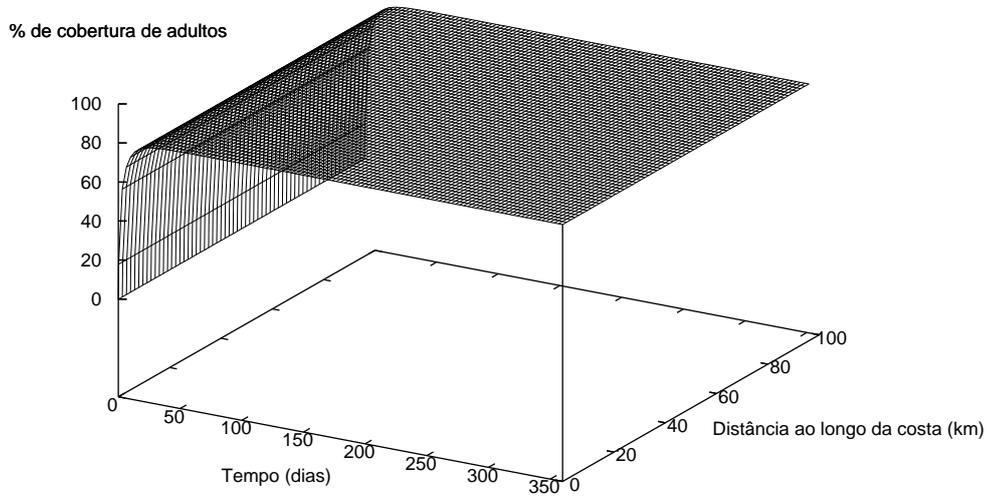


Figura 3.1: Variação do % de cobertura de adultos ao longo do tempo.

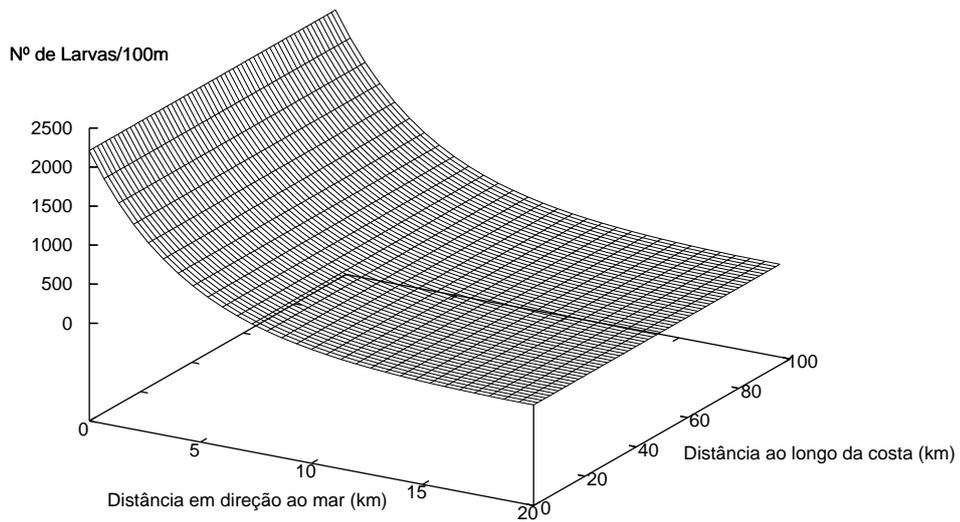


Figura 3.2: Variação da densidade de larvas ao longo do tempo.

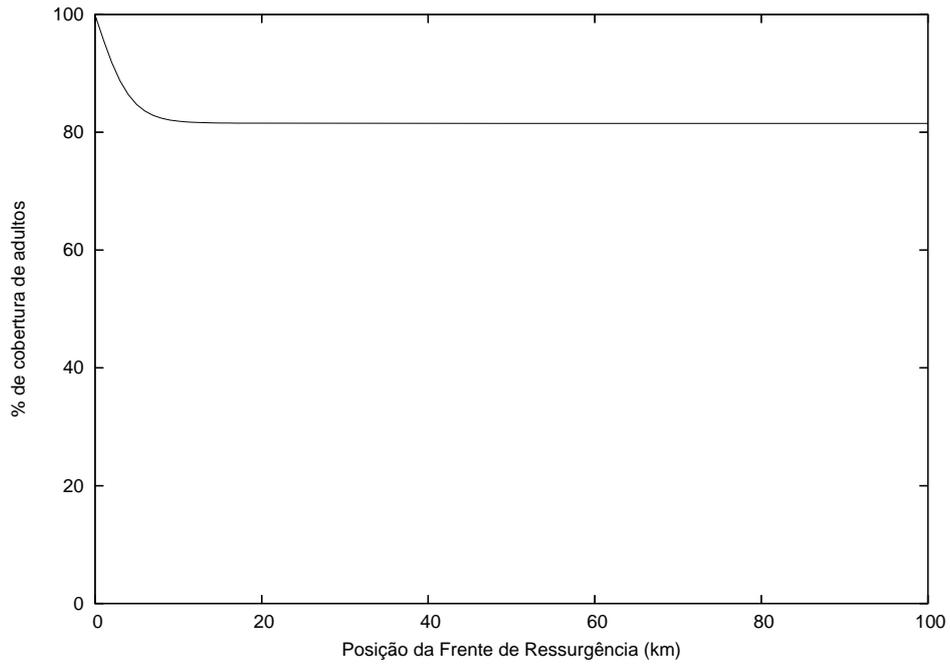


Figura 3.3: % de cobertura de adultos em equilíbrio para diversas posições da frente de ressurgência ($0, 1 - 100km$).

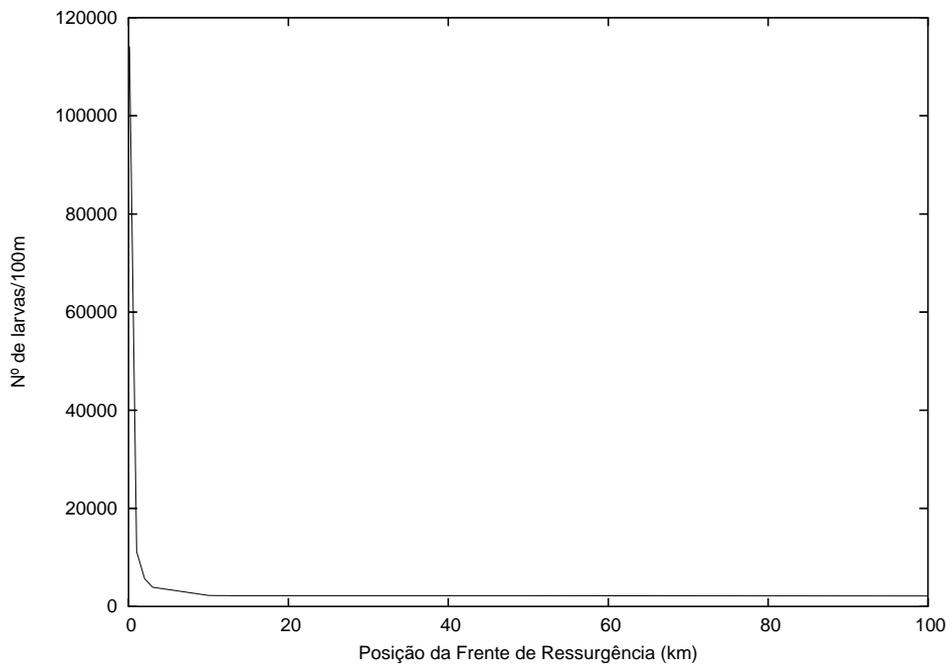


Figura 3.4: Densidade de larvas em equilíbrio entre a costa e x_f para diversas posições da frente de ressurgência ($0, 1 - 100km$).

próximo à frente de ressurgência causado pelo transporte por advecção, resultando numa baixa taxa de assentamento, o que provoca a forte redução do percentual de cobertura de adultos (em estado de equilíbrio) na costa.

Na figura 3.6 podemos observar o efeito da interação da intensidade da ressurgência com a posição da frente sobre a população de adultos. Para valores de v_x iguais a 0, 1 e 2cm/s determinamos o percentual de cobertura de adultos no estado de equilíbrio para cada uma das posições da frente. A posição da frente varia de 0,1 até 100km de distância da costa. À medida que a advecção aumenta, aumenta também o acúmulo de larvas na frente. Por outro lado, a distribuição de larvas muda, aumentando o número de larvas na costa, à medida que a frente se aproxima da costa. A interação entre estes dois efeitos define um limiar para o qual uma posição da frente é necessária para manter a população de adultos viável para uma dada intensidade do fenômeno advectivo. Quando a velocidade vale 2cm/s , por exemplo, a frente deve estar a menos de 3km da costa para manter mais do que 5% de cobertura de adultos reprodutores no substrato.

Utilizando uma aproximação baseada em diferentes escalas de tempo para as larvas e para as cracas adultas é possível resolver analiticamente o problema da dinâmica destas populações na sua forma unidimensional para os casos apresentados anteriormente nos quais as populações encontram-se em estado estacionário e a frente de ressurgência está fixa a uma determinada distância da costa. Este procedimento é interessante, pois os resultados numéricos fornecidos pela implementação do modelo podem ser comparados a soluções analíticas (ver [Alexander e Roughgarden, 1996] para maiores detalhes). Para isto, considera-se a dependência das variáveis apenas com a direção x e com o tempo, isto é, $F(t), B(t), L(x, t)$, sendo $v_y \partial L(x, y, t) / \partial y = k \partial^2 L(x, y, t) / \partial^2 y = 0$. Para a obtenção das equações que geram a solução analítica do problema que modela a dinâmica das larvas e dos adultos algumas suposições são adotadas [Alexander e Roughgarden, 1996; Roughgarden et al., 1994]: a posição da frente de ressurgência estacionária é x_f e a população de adultos é tratada como uma constante ($B(t) = B$) na equação de

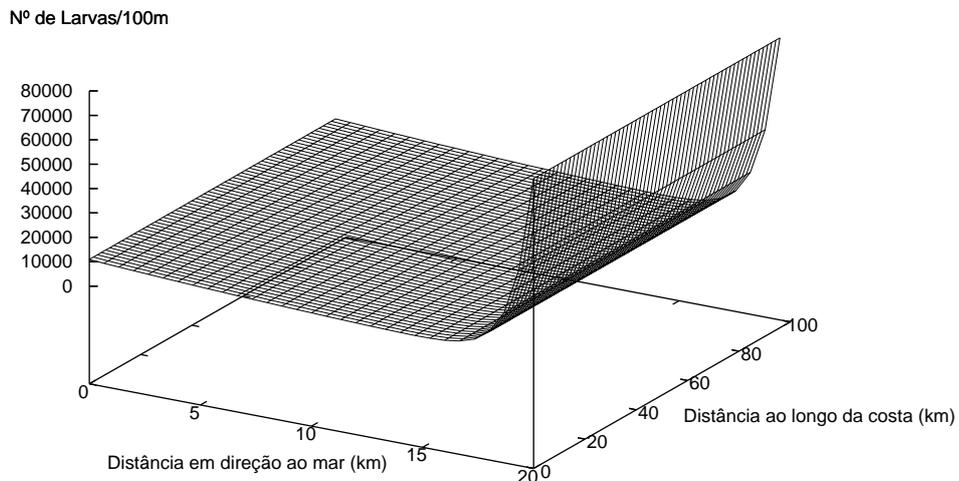


Figura 3.5: Distribuição da densidade de larvas em equilíbrio para a frente posicionada a 20km da costa quando $v_x = 1\text{cm/s}$.

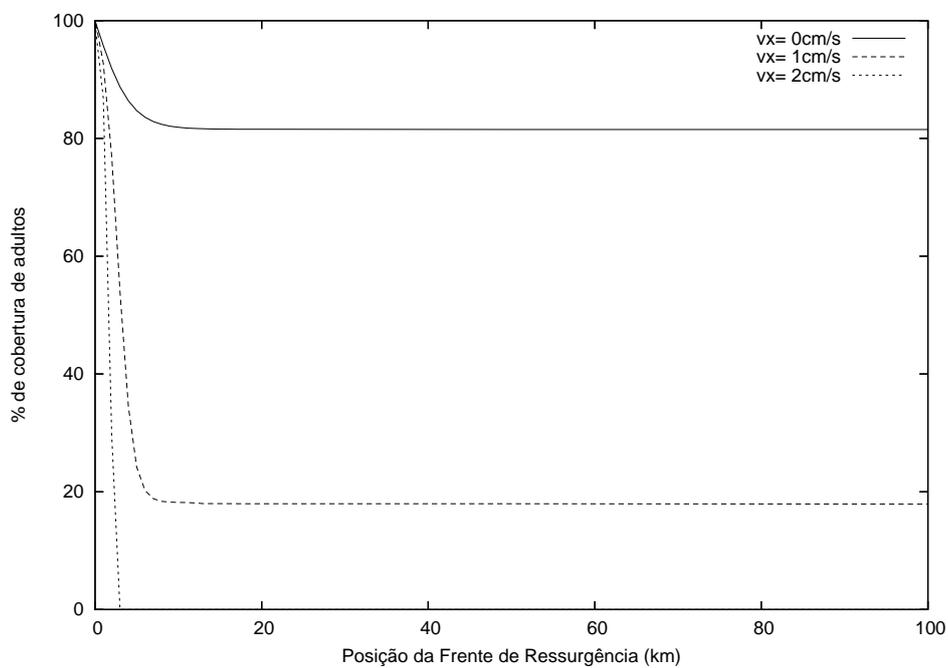


Figura 3.6: % de cobertura de adultos em equilíbrio para diversas posições da frente e níveis de advecção iguais a 0, 1 e 2cm/s .

larvas. Isto se deve ao fato de que a duração média do período de vida das cracas adultas (> 1 ano) é muito maior do que o das larvas (~ 4 semanas). Assim, a solução da equação que modela a dinâmica das larvas ($\widehat{L}(x, t) = \widehat{L}(x, B)$) para um problema de equilíbrio pode ser escrita da seguinte forma:

$$\widehat{L}(x, B) = \frac{2Bm(e^{q_1x/2k}q_3 - e^{q_2x/2k}q_4)}{(2(A - aB)c + q_2)q_3 - (2(A - aB)c + q_1)q_4}, \quad (3.1)$$

onde o grupo de parâmetros da coluna d'água é dado por

$$q_1 = v_x + \sqrt{4k\lambda + v_x^2}, \quad q_2 = v_x - \sqrt{4k\lambda + v_x^2},$$

$$q_3 = e^{q_2x_f/2k}q_1, \quad q_4 = e^{q_1x_f/2k}q_2.$$

Assim, a dinâmica da população de adultos pode ser escrita como

$$\frac{dB}{dt} = c(A - aB)\widehat{L}(0, t) - \mu B. \quad (3.2)$$

Esta equação representa o balanço entre a taxa de recrutamento per capita (primeiro termo) e a taxa de mortalidade per capita (segundo termo) no substrato rochoso. Quando a população de adultos atinge o estado estacionário há um equilíbrio entre a mortalidade e o recrutamento, de modo que (3.2) pode ser reescrita na forma

$$\widehat{B} = \frac{p}{2ac(m - \mu)q}, \quad (3.3)$$

onde p e q são expressos por

$$p = (-\mu + 2Ac(m - \mu)q) > 0 \quad \text{e} \quad q = \frac{q_3 - q_4}{q_2q_3 - q_1q_4}.$$

Considerando que as larvas são transportadas somente por difusão, as figuras 3.7 e 3.8 exibem, respectivamente, a comparação entre a solução analítica e a solução aproximada do % de cobertura de cracas adultas em equilíbrio para cada posição da frente de ressurgência e da distribuição de densidade de larvas em

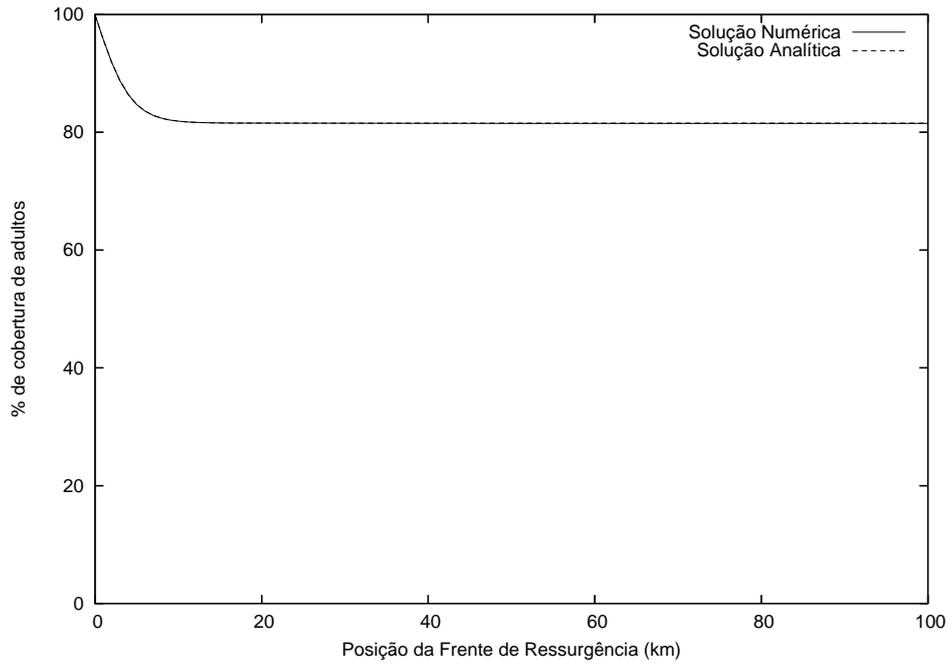


Figura 3.7: % de cobertura de adultos em equilíbrio para $x_f = 20km$.

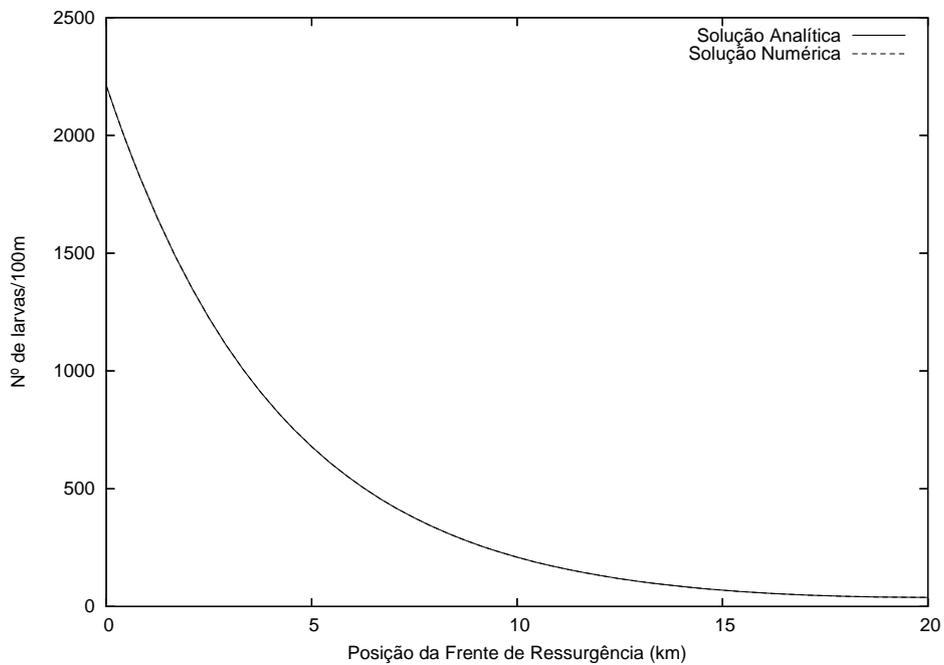


Figura 3.8: Distribuição da densidade de larvas em equilíbrio para $x_f = 20km$.

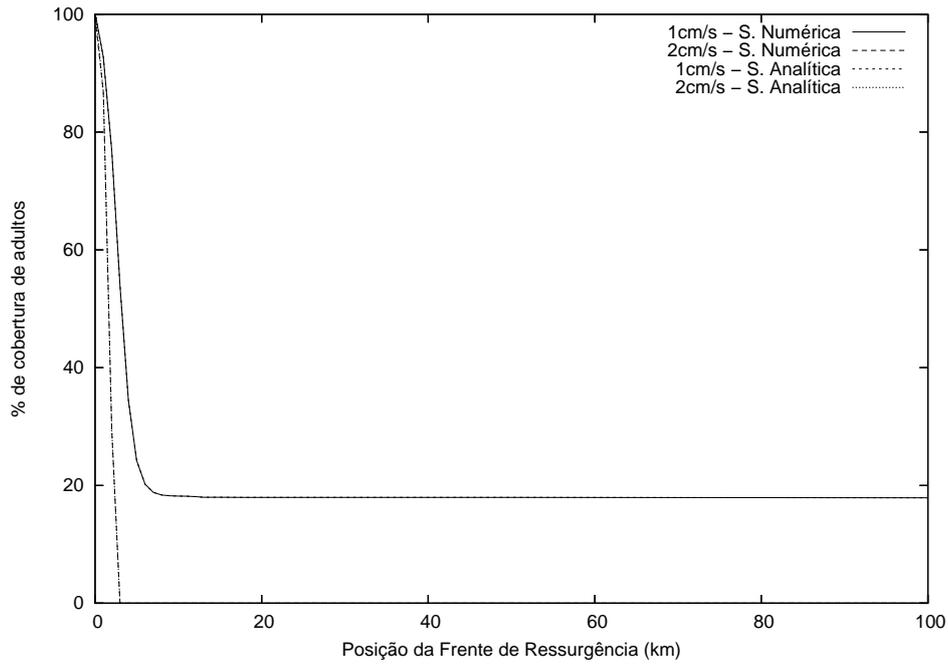


Figura 3.9: % de cobertura de adultos em equilíbrio para diversas posições da frente e $v_x = 1\text{cm/s}$ e 2cm/s .

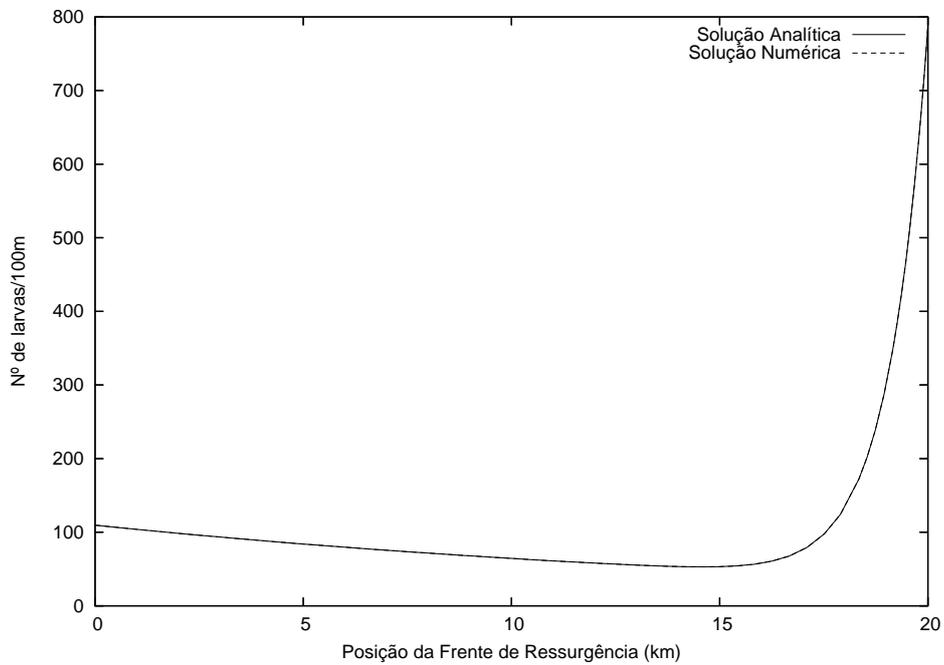


Figura 3.10: Distribuição da densidade de larvas em equilíbrio para $v_x = 1\text{cm/s}$ e $x_f = 20\text{km}$.

equilíbrio para a frente fixa localizada a $20km$ da costa. Em ambos os casos, as soluções são coincidentes.

Agora, consideraremos que a advecção ($v_x = 1cm/s$ e $v_x = 2cm/s$) também atua no processo de transporte larval. Pode-se observar através das figuras 3.9 e 3.10 que os resultados obtidos tanto para a população adulta em estado de equilíbrio quanto para a densidade de larvas junto à costa ($x_f = 20km$) concordam perfeitamente com os resultados analíticos.

3.1.2 Posição Móvel da Frente de Ressurgência

Nos próximos experimentos uma seqüência de eventos sucessivos de ressurgência e relaxação é considerada. A frente de ressurgência move-se “continuamente” entre $0,1km$ e $20,1km$ de distância em relação à costa com velocidade nula durante os eventos de relaxação (movimento em direção à costa) e com $v_x = 2,5cm/s$ durante os fenômenos de ressurgência (movimento em direção ao mar). O ciclo completo de ida e volta da frente tem a duração de $25 dias$. O padrão dos pulsos de recrutamento é analisado neste cenário que se repete durante os 6 meses de simulação. O coeficiente de difusão permanece constante por todo o período. As duas condições iniciais consideradas para a população de adultos são de $200\ 000$ e $500\ 000$ *adultos/100m*. Além disto, a malha é formada por 200×4 elementos.

Para $\Delta t = 1\ 350s$, utilizou-se um procedimento simples de adaptação da malha de elementos finitos de modo que o domínio computacional varie $100m$ a cada quatro passos de tempo a fim de acompanhar a mudança do domínio durante os eventos de ressurgência/relaxação. Com exceção dos nós que se encontram ao longo da linha costeira (que permanecem fixos durante todo o período considerado) o procedimento adaptativo consiste na redistribuição dos $n - 1$ nós do eixo x da malha, o qual é executado através do aumento/redução do tamanho de seus elementos a cada $5400s$. Desta forma pode-se escrever a nova posição de um nó i na direção x como

$$x_i = x_{i-1} \pm h , \quad (3.4)$$

sendo $h = (\text{comprimento total} \pm 100m) / (\text{n}^\circ \text{ de elementos})$.

A figura 3.11 mostra a variação do percentual de cobertura de cracas adultas ao longo do tempo resultante de uma seqüência regular de eventos de ressurgência e relaxação. Para as duas condições iniciais testadas um único ciclo limite é alcançado, indicando que este estado é independente da condição inicial. A mesma simulação foi realizada com diferentes condições iniciais para as larvas na costa, conduzindo ao mesmo ciclo limite. Deve-se mencionar que os valores do ciclo limite alcançado concordam com os apresentados em [Alexander e Roughgarden, 1996].

A figura 3.12 mostra os pulsos de recrutamento observados ao longo da costa como resultado deste cenário. O recrutamento começa quando a frente aproxima-se da costa, de modo que um pico aparece após a frente quase colidir com a costa (em $0,1km$) seguido por um grande declínio quando a frente começa a se mover em direção ao mar. Picos de recrutamento semelhantes foram observados nos experimentos de campo relatados em [Possingham e Roughgarden, 1990]. Tais picos podem, então ser explicados por variações hidrodinâmicas associadas aos efeitos de ressurgência/relaxação.

3.2 Modelo com Estrutura de Estágios

Nesta seção, para investigar a influência dos processos oceanográficos durante a ressurgência costeira na dinâmica populacional das cracas *Balanus glandula* utiliza-se uma representação mais realista do ciclo de vida das cracas. Tal representação considera a fase larval composta por dois estágios: larvas pré-competentes e competentes, e, de forma similar, a fase adulta é composta pelos estágios juvenil e reprodutor, conforme modelo apresentado no capítulo anterior. Em todas as simulações numéricas foram consideradas que inicialmente 32 000 larvas/100m² estão presentes no oceano e que nenhum adulto está presente linha costeira, o coeficiente de difusão turbulenta é constante ($k = 10m^2/s$) e pré-estabelecemos

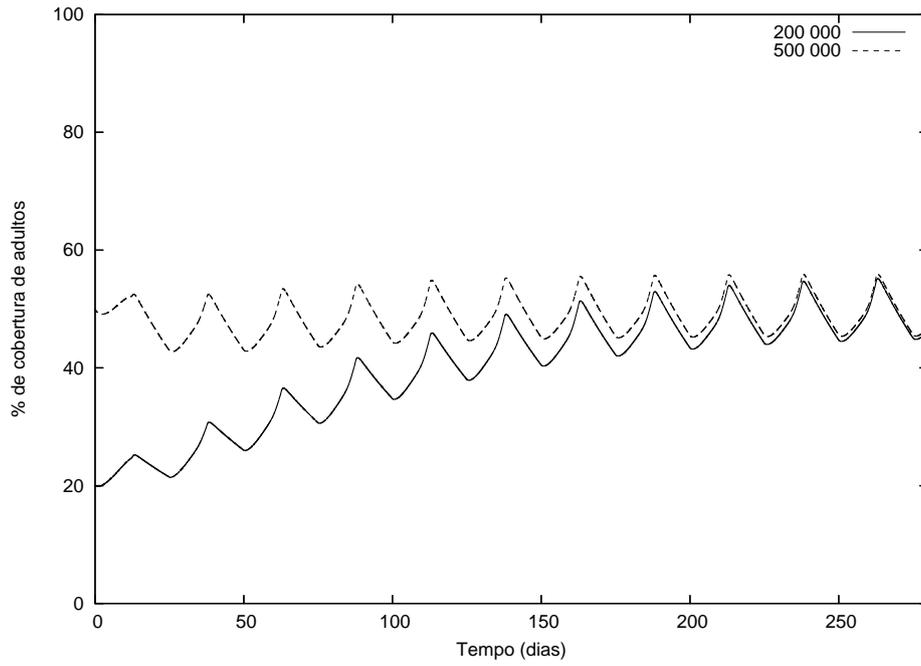


Figura 3.11: % de cobertura de adultos para o modelo com a frente móvel.

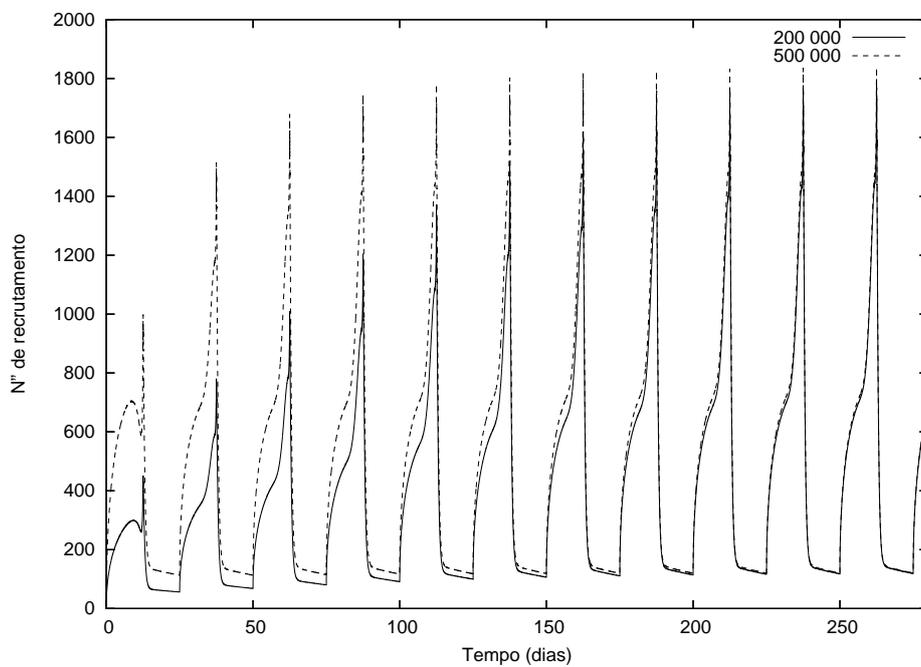


Figura 3.12: Níveis de recrutamento durante eventos ressurgência/relaxação.

$tol = 1 \times 10^{-3}$. Nos experimentos numéricos que consideram a frente de ressurgência fixa utilizamos uma malha com 30x60 elementos e passo de integração no tempo igual a $\Delta t = 8h$.

3.2.1 Posição Fixa da Frente de Ressurgência

Como na seção anterior, uma série de experimentos foi realizada levando em consideração a variação da posição da frente de ressurgência e da intensidade da advecção. No primeiro experimento numérico considera-se que o transporte de larvas ocorre somente por difusão e que a frente estacionária está a $20km$ da costa. A figura 3.13 mostra que os maiores percentuais de cobertura de adultos na costa ocorrem durante o estágio de competência. Após este estágio, a população de adultos decresce como resultado da mortalidade de larvas e adultos. Na figura 3.14 pode-se ver os pulsos anuais de recrutamento das larvas.

Quando o transporte de larvas por advecção é adicionado ao modelo, foram considerados três níveis de intensidade dos eventos de ressurgência ($0, 3; 0, 65$ e $1cm/s$) para investigar a abundância das populações de adultos e larvas ao longo do tempo. Para cada um destes níveis, duas posições diferentes (5 e $20km$) da frente de ressurgência estacionária são usadas para analisar as condições de viabilidade destas populações. As figuras 3.15, 3.17, 3.19, 3.21, 3.23 e 3.25 mostram a variação do % de cobertura de adultos ao longo do tempo. Para a frente localizada a $5km$ da costa, o efeito da velocidade sobre a população de adultos é bem sutil (figuras 3.15, 3.19 e 3.23). Quando a frente está a $20km$ da costa, um pequeno aumento da velocidade afeta significativamente a população de adultos (figuras 3.17, 3.21 e 3.25). Isto ocorre por que as larvas são transportadas em direção ao mar, acumulam-se junto à frente e ficam, desta forma, impedidas de retornar à costa em tempo para assentarem-se e metamorfosearem-se em adultos. As figuras 3.16, 3.18, 3.20, 3.22, 3.24 e 3.26 mostram a variação da densidade de larvas adjacentes à costa ao longo do tempo. A amplitude dos pulsos anuais de recrutamento das larvas é determinada pela abundância de adultos, intensidade da advecção e da

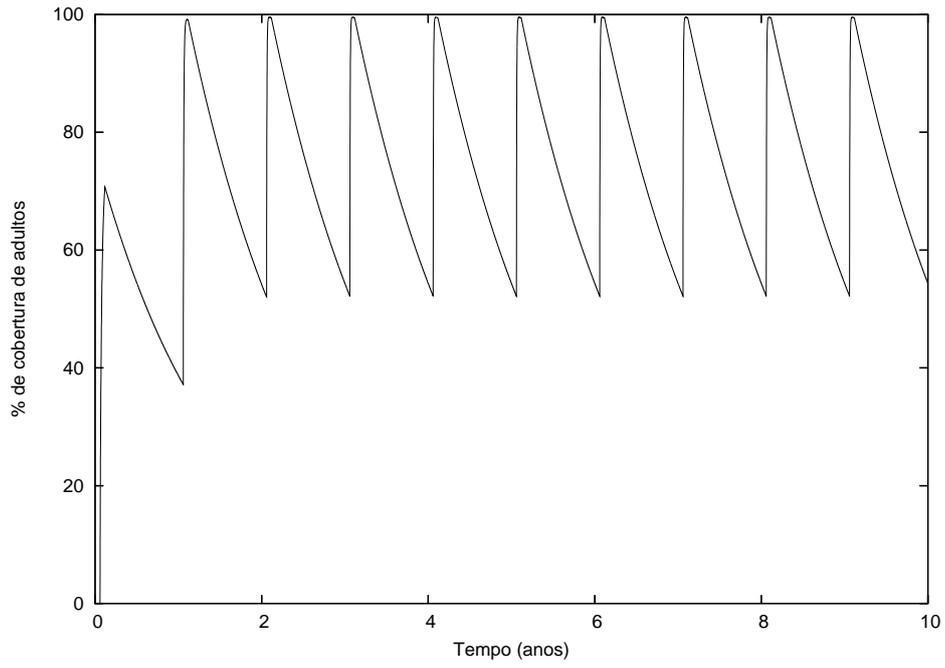


Figura 3.13: % de cobertura de adultos para $x_f = 20km$.

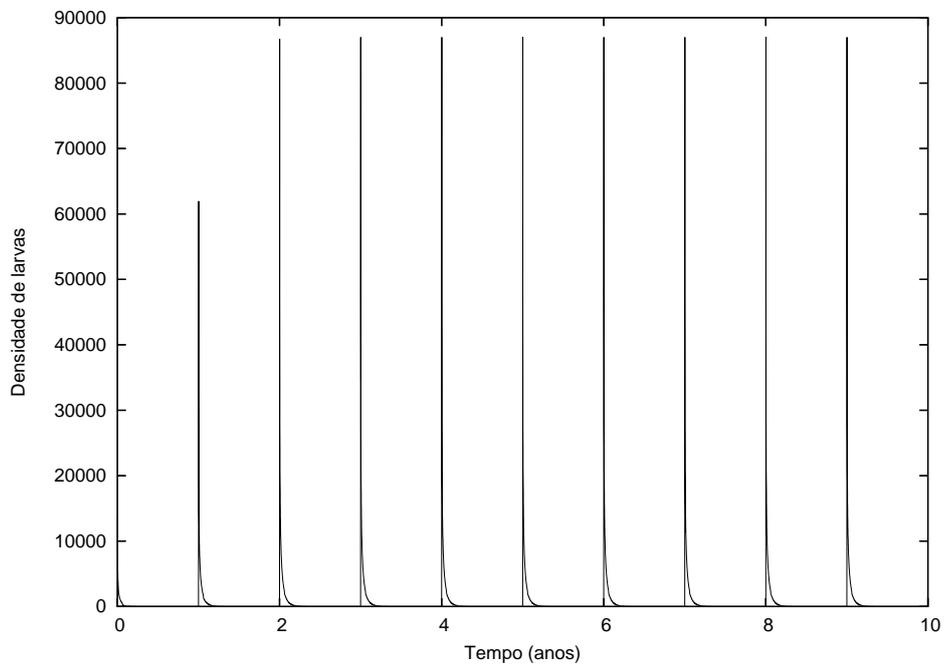


Figura 3.14: Densidade de larvas para $x_f = 20km$.

posição da frente.

Para a velocidade de escoamento de $0,3\text{cm/s}$ as larvas são levadas vagarosamente para fora da costa. Nesta situação, a concentração de larvas próxima a costa durante o estágio de competência é maior (figuras 3.16 e 3.18). Portanto, tanto para a frente localizada a 5km de distância da costa quanto para 20km , a população de adultos cresce rapidamente, devido ao grande número de recrutamento, até um nível de equilíbrio - ciclo limite - ser alcançado (figuras 3.15 e 3.17). Como esperado, o nível médio de equilíbrio obtido com a frente a 5km foi superior ao atingido com a frente a 20km .

Para a velocidade intermediária ($0,65\text{cm/s}$), a população de adultos cresce para um nível de equilíbrio quando a frente está posicionada a 5km da costa (figura 3.19) e decresce para a extinção quando a frente está localizada a 20km da costa (figura 3.21).

Quando a velocidade é de 1cm/s , as larvas são varridas tão rapidamente para fora da costa que nenhuma é capaz de recrutar. Assim, a população vai para a extinção quando a frente de ressurgência está localizada a 20km (figura 3.25) mas consegue manter a viabilidade quando a frente está localizada a 5km da costa (figura 3.23).

Deve-se notar que com o ciclo de vida da espécie mais bem representado, os níveis de advecção críticos para manter a viabilidade da população na costa decaem substancialmente quando comparados aos níveis estabelecidos no modelo sem estrutura de estágios.

3.2.2 Posição Móvel da Frente de Ressurgência

Um cenário de eventos sucessivos de ressurgência e relaxação é considerado nos próximos experimentos. A simulação pressupõe que a cada 25dias a frente de ressurgência altera sua posição de $20,1\text{km}$ de distância da costa para $0,1\text{km}$ e volta, com velocidade nula ao se movimentar para a costa (relaxação) e com $v_x = 2,5\text{cm/s}$ ao se movimentar em direção ao mar (ressurgência). Em todos os experimentos,

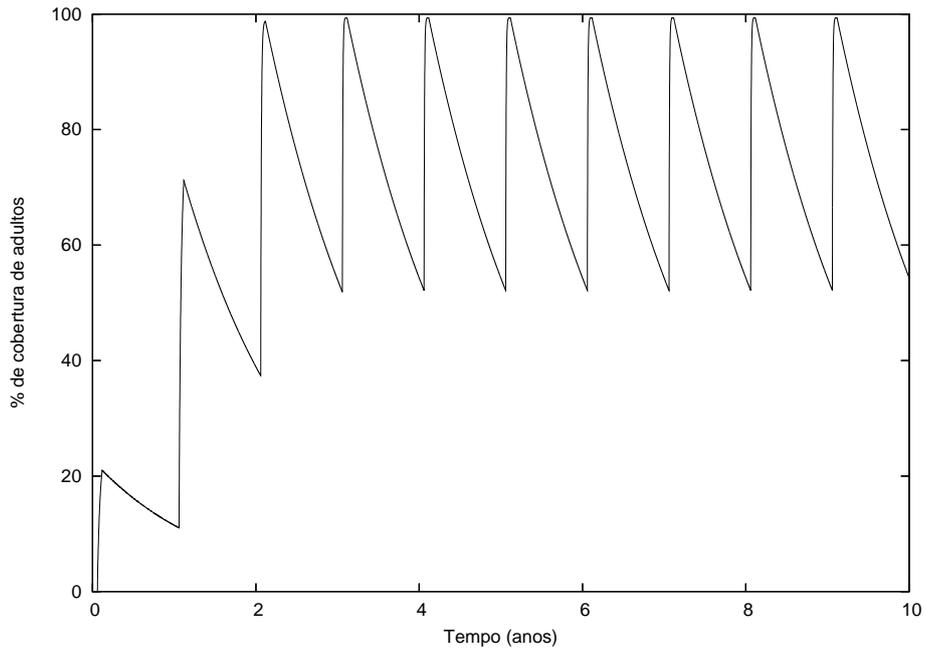


Figura 3.15: % de cobertura de adultos para $x_f = 5km$ e $v_x = 0,3cm/s$.

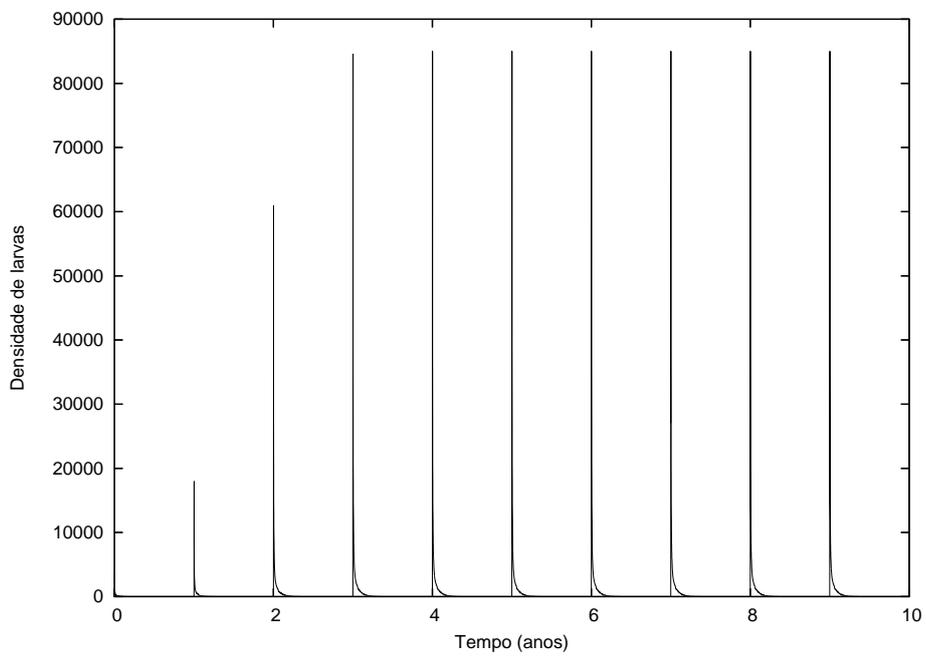


Figura 3.16: Densidade de larvas para $x_f = 5km$ e $v_x = 0,3cm/s$.

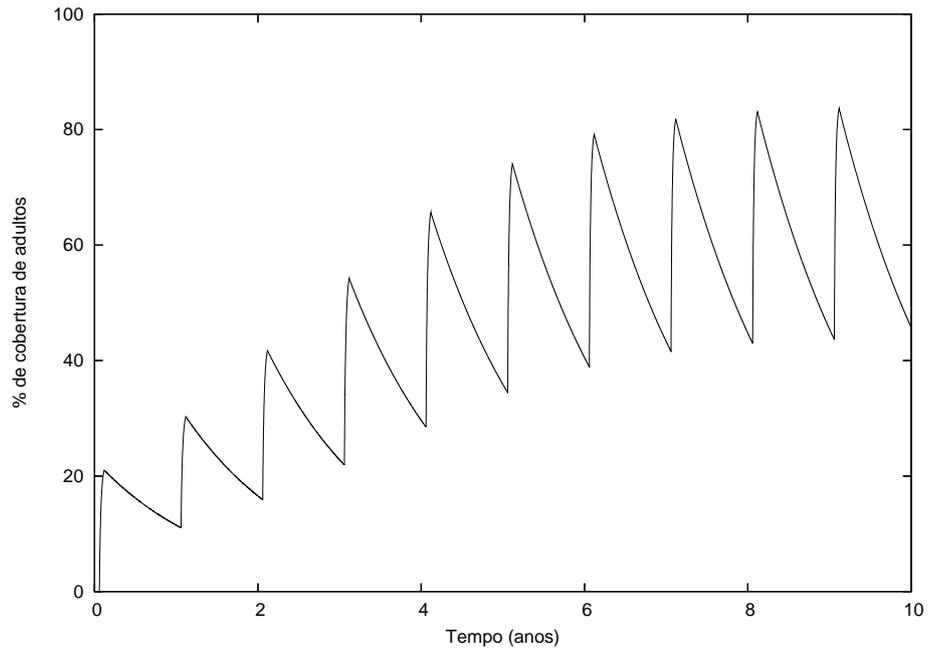


Figura 3.17: % de cobertura de adultos para $x_f = 20km$ e $v_x = 0,3cm/s$.

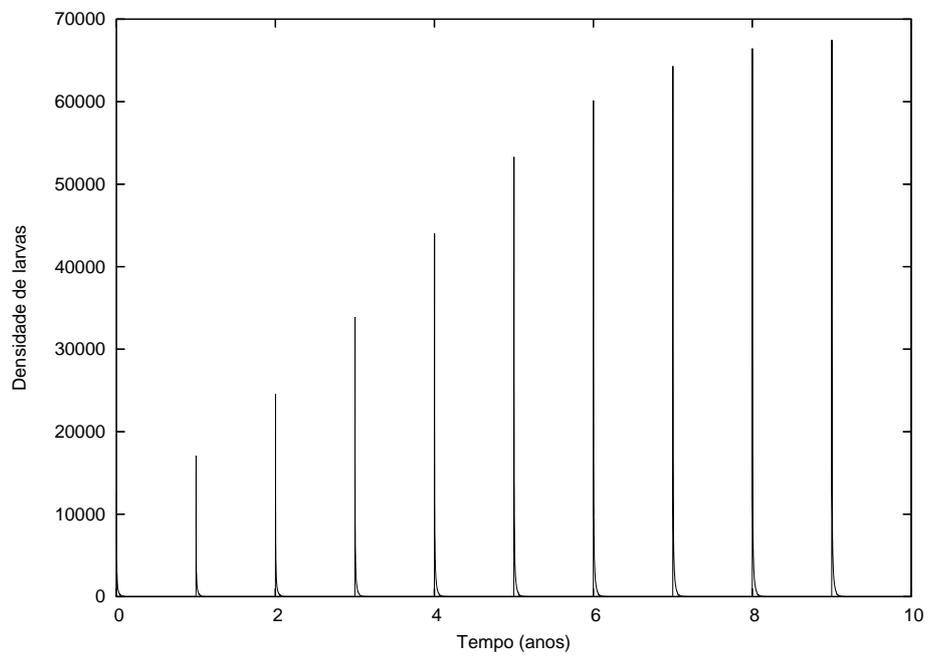


Figura 3.18: Densidade de larvas para $x_f = 20km$ e $v_x = 0,3cm/s$.

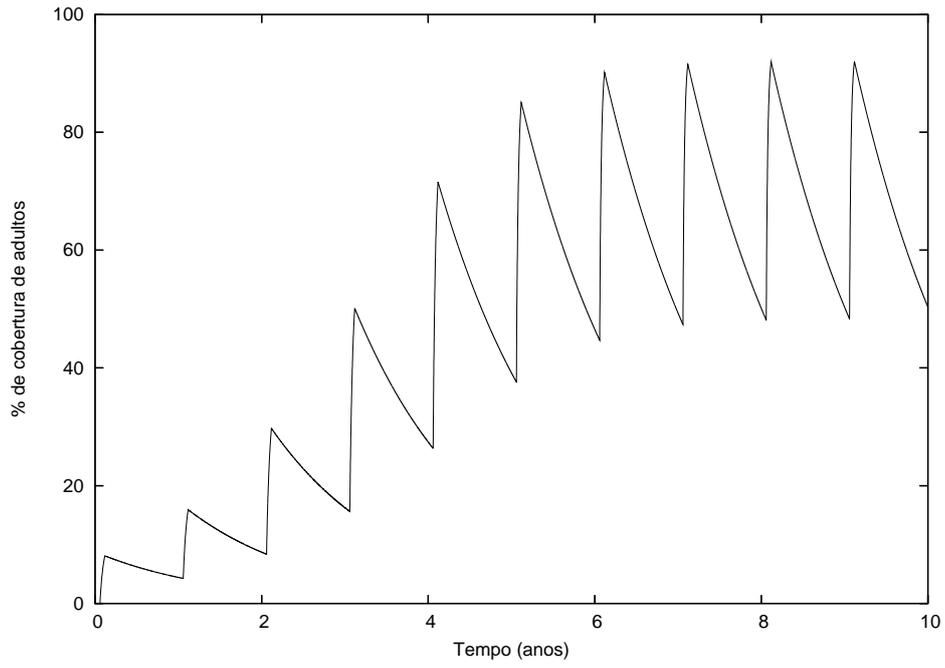


Figura 3.19: % de cobertura de adultos para $x_f = 5km$ e $v_x = 0,65cm/s$.

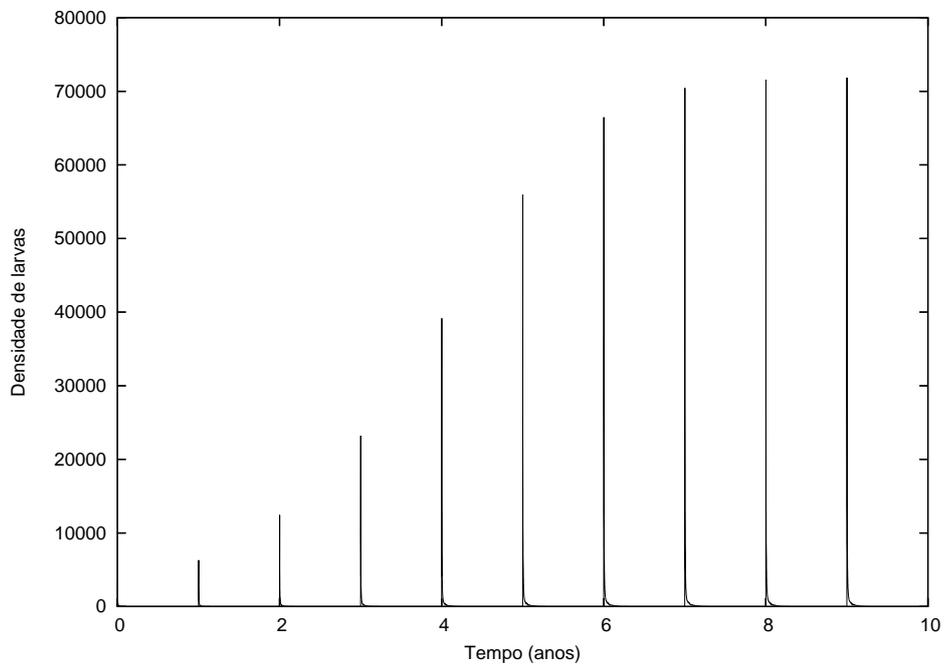


Figura 3.20: Densidade de larvas para $x_f = 5km$ e $v_x = 0,65cm/s$.

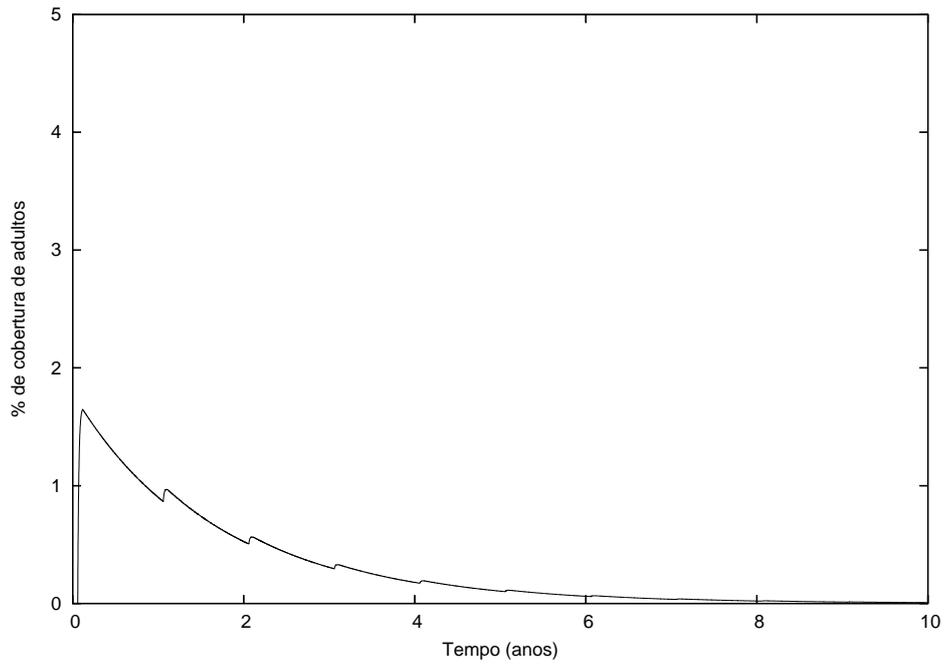


Figura 3.21: % de cobertura de adultos para $x_f = 20km$ e $v_x = 0,6cm/s$.

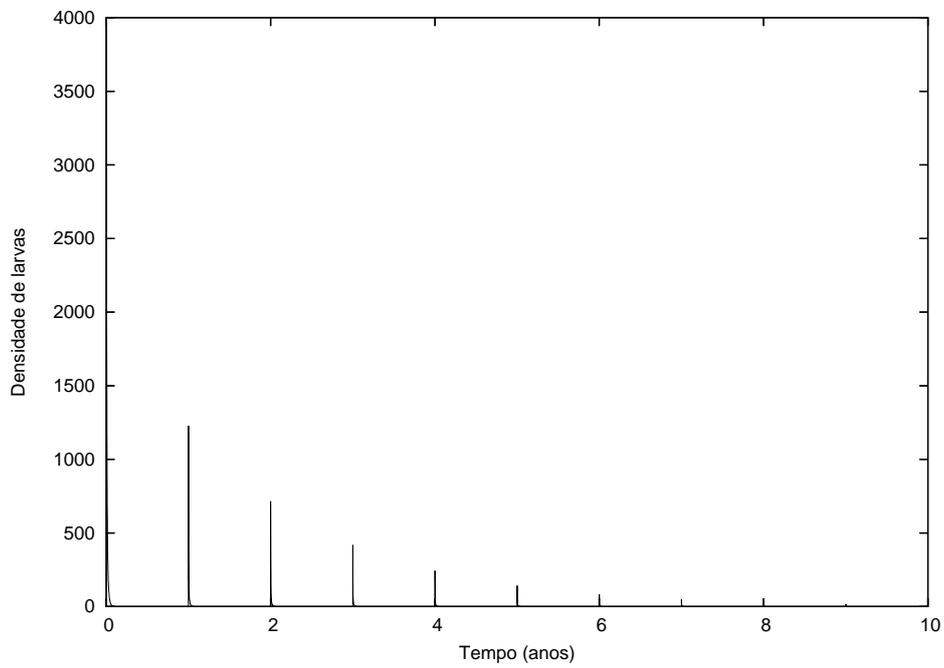


Figura 3.22: Densidade de larvas para $x_f = 20km$ e $v_x = 0,6cm/s$.

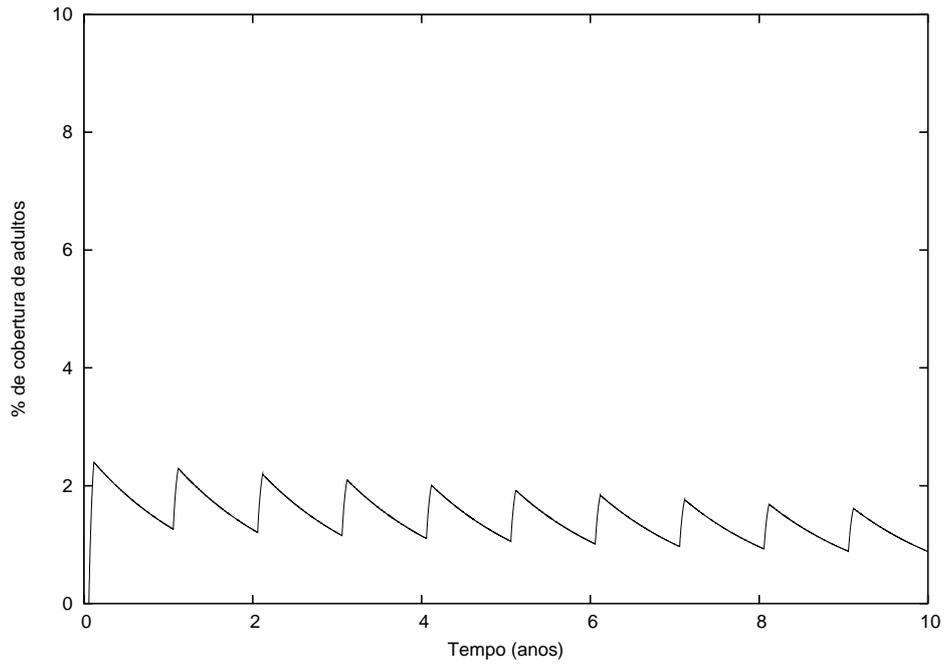


Figura 3.23: % de cobertura de adultos para $x_f = 5km$ e $v_x = 1cm/s$.

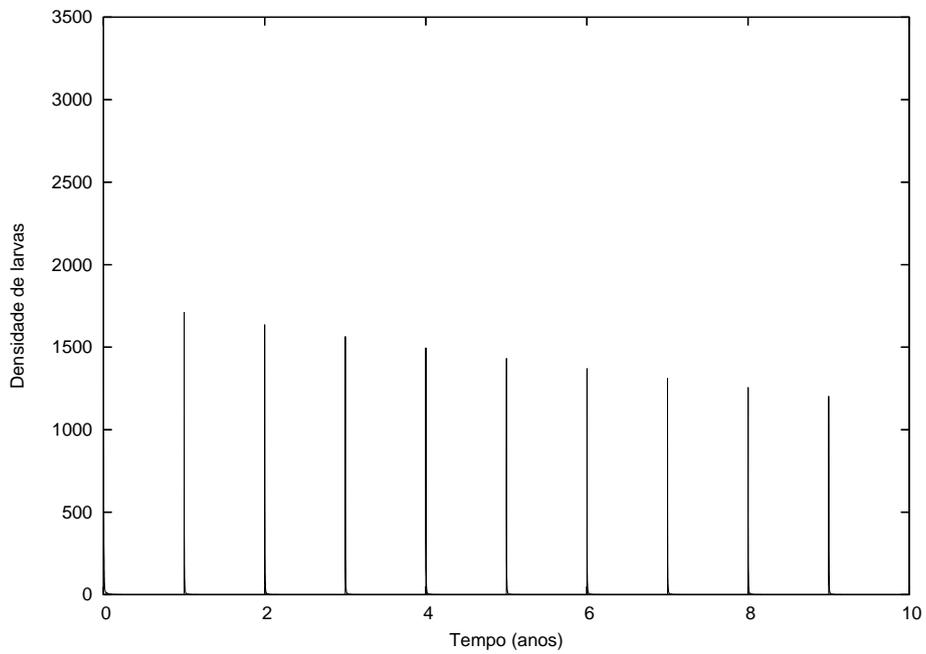


Figura 3.24: Densidade de larvas para $x_f = 5km$ e $v_x = 1cm/s$.

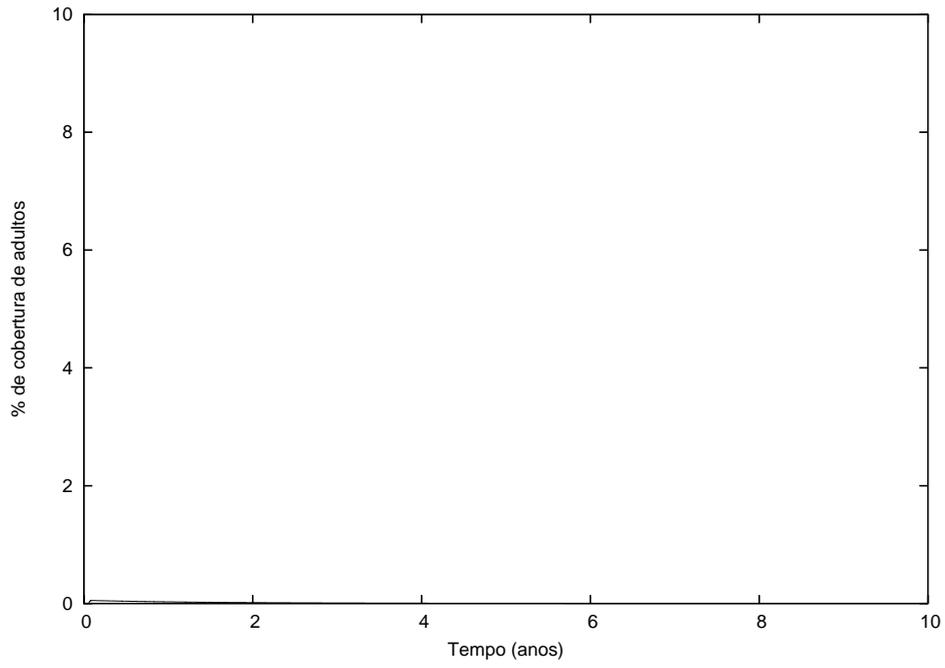


Figura 3.25: % de cobertura de adultos para $x_f = 20km$ e $v_x = 1cm/s$.

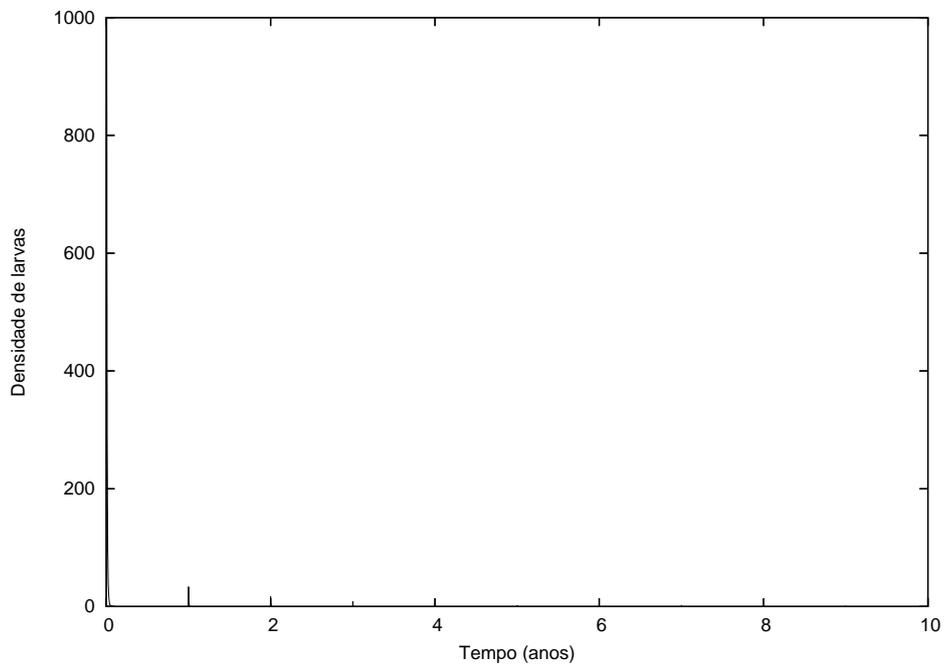


Figura 3.26: Densidade de larvas para $x_f = 20km$ e $v_x = 1cm/s$.

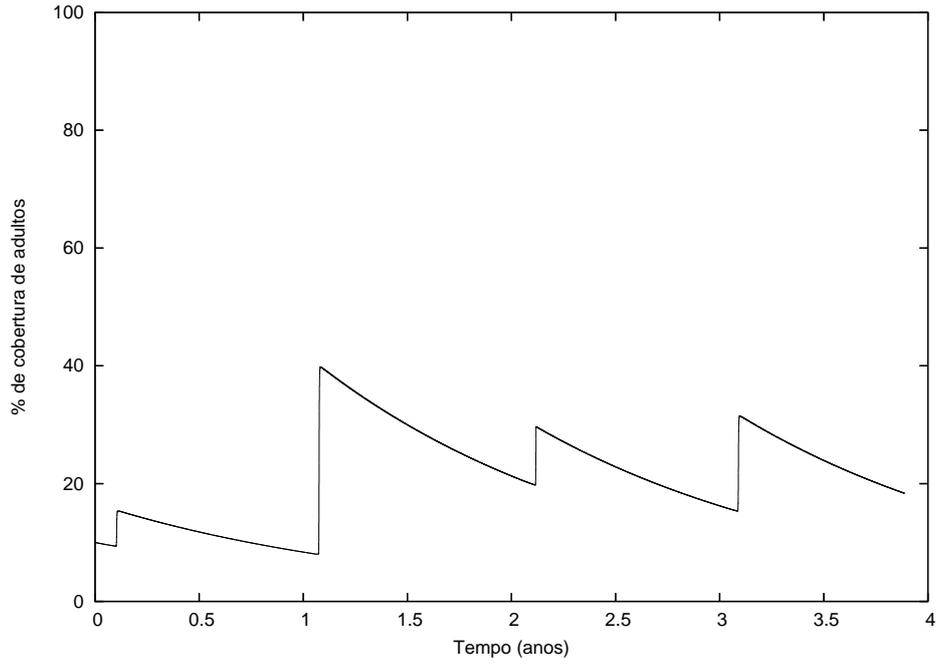


Figura 3.27: % de cobertura de adultos para o modelo com a frente móvel.

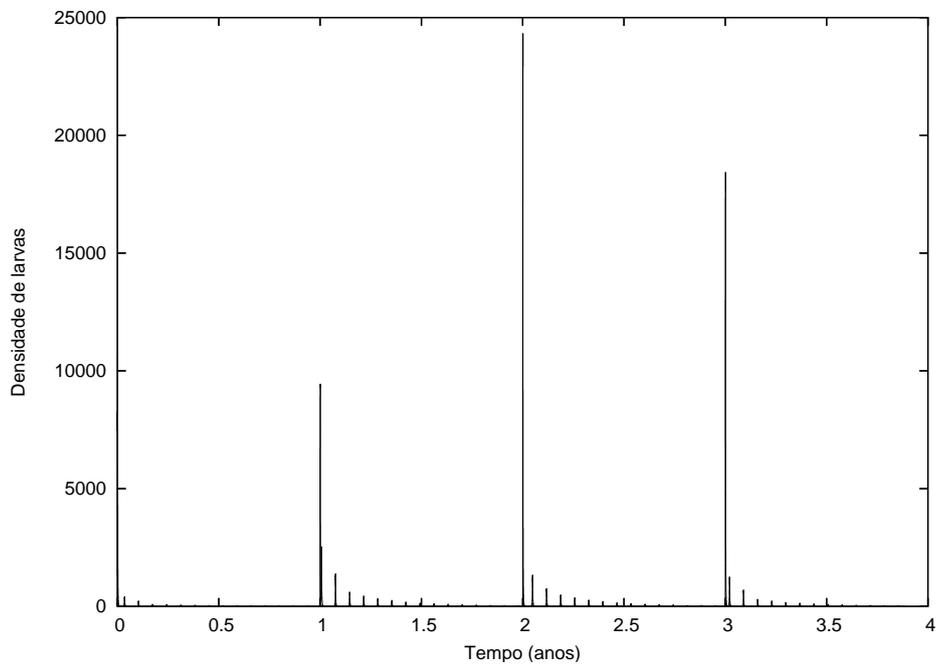


Figura 3.28: Densidade de larvas junto a costa durante os eventos de relaxação/resurgência.

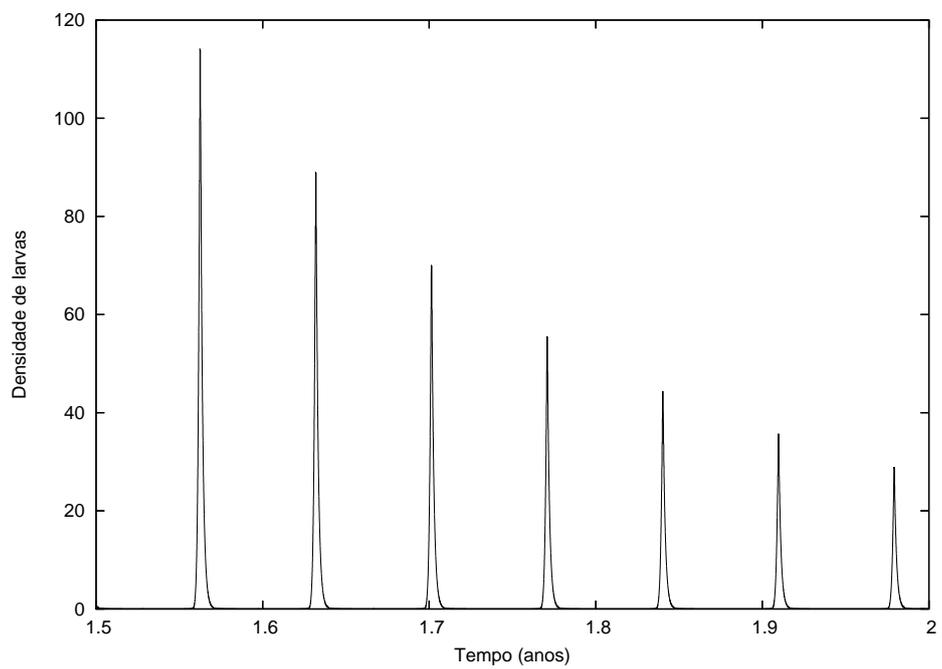


Figura 3.29: Densidade de larvas junto a costa durante o período 1,5 – 2anos.

considera-se 100 000 *adultos/100m* de linha costeira como condição inicial para a população de cracas adultas e $\Delta t = 1\ 350s$. Além disso, o procedimento adaptativo da malha de elementos finitos apresentado na seção anterior é utilizado para que o domínio computacional varie 100m a cada quatro passos no tempo.

A figura 3.27 mostra a variação do % de cobertura de adultos ao longo do tempo. Para cada ano, um pico aparece devido aos eventos de recrutamento que acontecem durante o estágio de competência. Entretanto, a variação da posição da frente reflete-se na alternância da amplitude atingida pelo ciclo limite.

A figura 3.28 mostra a densidade de larvas junto à costa como resultado da produção de larvas (no início da estação reprodutiva) e dos eventos de ressurgência e relaxação. Durante o período de competência quanto maior for a distância da frente de ressurgência em relação à costa, menor será o pulso de recrutamento. Após este período, as larvas que não assentaram morrem na coluna d'água segundo a taxa λ (comum para toda a fase larval). Conseqüentemente, no decorrer do ano, a densidade de larvas junto à costa é cada vez menor. Esta densidade é representada pelos pequenos picos com a frequência associada à frequência dos eventos de relaxação (ver figura 3.29).

3.3 Discussão

Neste capítulo, foi usada a metodologia de elementos finitos apresentada no capítulo anterior para simular a dinâmica populacional de um organismo marinho (craca *Balanus glandula*) com um ciclo de vida complexo durante episódios de ressurgência costeira.

O principal objetivo do método numérico proposto é fornecer uma ferramenta confiável para estudar a distribuição e a abundância destes organismos. Com este objetivo, alguns resultados numéricos apresentados puderam ser comparados com as soluções exatas e mostraram precisão e estabilidade das soluções aproximadas. Como as soluções exatas só podem ser obtidas para alguns casos específicos (modelo unidimensional sem estrutura de estágios e frente de ressurgência fixa), a mode-

lagem numérica apresentada possibilitou investigar a dinâmica das populações das cracas *Balanus glandula* ao longo do tempo e do espaço para outros processos físicos (frente móvel) e biológicos (diferentes representações do ciclo de vida) em um domínio espacial bidimensional.

Também foi incorporado ao modelo numérico um procedimento adaptativo bastante simples para adaptar a malha de elementos finitos que efetuou com sucesso a movimentação do domínio computacional permitindo simular eventos sucessivos de ressurgência e relaxação.

Para investigar o efeito das diferentes representações do ciclo de vida nos padrões de abundância e distribuição das cracas *Balanus glandula* foi realizada uma série de simulações numéricas adicionais:

(I) utilizou-se os parâmetros biológicos apresentados em [Alexander e Roughgarden, 1996] (Tabela 2.1) no modelo com estrutura de estágios: a população de adultos se extinguiu em aproximadamente 200dias para todos os cenários considerados, razão pela qual não foram apresentados. Estes resultados corroboram a argumentação utilizada em [Gaylord e Gaines, 2000] sobre a super ou subestimação dos parâmetros associados às larvas;

(II) empregou-se os parâmetros apresentados em [Gaylord e Gaines, 2000] (Tabela 2.2) no modelo sem estrutura de estágios: o % de adultos aumentou rapidamente da condição inicial para um nível de equilíbrio de 100% (capacidade suporte), permanecendo neste nível ao longo de todo o período de simulação, razão pela qual também não foram explicitados.

Estes comportamentos decorrem da diferença dos valores das taxas de mortalidade, produção e assentamento de larvas, e, obviamente, das representações do ciclo de vida.

Finalmente, além da metodologia numérica, destaca-se como uma relevante contribuição deste estudo a extensão do problema considerado para uma abordagem estágio-estruturada. Este estudo permitiu identificar novos níveis de advecção e posição da frente para manter a viabilidade da população na costa.

Capítulo 4

Interações Abióticas

Como mencionado anteriormente, a maioria dos invertebrados bentônicos que vivem nas regiões litorâneas possui um ciclo de vida complexo em que a fase adulta é precedida por uma fase larval planctônica que vive e se alimenta nas águas costeiras durante poucos dias a até alguns meses, dependendo da espécie [Roughgarden et al., 1988]. Para estas espécies, o recrutamento é um dos principais processos que governam as flutuações temporais e a estrutura espacial da população de adultos. O recrutamento depende de uma variedade de fatores que incluem desova, dispersão e sobrevivência das larvas, assentamento larval, metamorfose, eventos de pós-assentamento, competições intraespecífica e interespecífica [Ellien et al., 2004].

Neste capítulo, investigaremos as interações entre os processos biológicos e alguns fatores abióticos (padrões de circulação oceanográfica costeira, qualidade do habitat e temperatura) que afetam o recrutamento larval e, portanto, a dinâmica populacional das cracas *Balanus glandula* utilizando o modelo com estrutura de estágios em Elementos Finitos apresentado no capítulo 2.

4.1 A Circulação Oceanográfica Costeira

Quando os organismos invertebrados bentônicos adultos são sésseis ou altamente sedentários, a dispersão que acontece nos primeiros estágios de vida é um aspecto crítico, determinante na dinâmica destas populações [Largier, 2003].

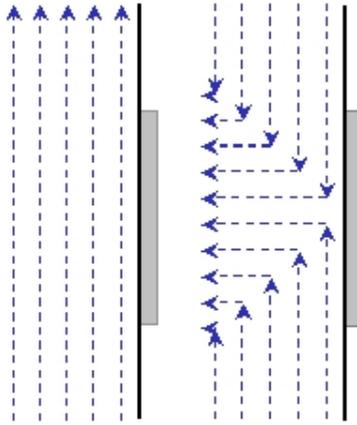


Figura 4.1: Representação esquemática dos escoamentos (a) paralelo à costa e (b) convergente.

Durante estes estágios, as larvas são tipicamente planctônicas com nenhuma ou bastante limitada capacidade de natação e, por esta razão, são transportadas passivamente pelas correntes oceânicas. Isto indica que a dispersão larval depende das características oceanográficas costeiras. Portanto, as correntes oceânicas afetam o padrão de distribuição e a abundância das cracas *Balanus glandula* através da sua interferência no aporte de larvas até a zona costeira e, conseqüentemente, no processo de recrutamento [Gaylord e Gaines, 2000]. Devido a importância destes processos, vamos dar prosseguimento aos estudos apresentados no capítulo anterior de modo a investigar como outros padrões de escoamento oceânico próximos a linha costeira influenciam a dinâmica destas populações. Para isto, consideraremos duas simples representações de campos idealizados, denominados escoamento ao longo da costa (ou escoamento paralelo à costa) e escoamento convergente, conforme esquematizado nas figuras 4.1 e 4.1, respectivamente. Para cada um destes padrões são considerados três níveis de velocidade de escoamento (0, 25; 1 e 4 cm/s). Também será considerado que o habitat rochoso, apropriado para o assentamento das cracas, está continuamente distribuído ao longo da região central da linha costeira.

Em todas as simulações numéricas apresentadas neste capítulo consideramos que inicialmente nenhuma larva está presente no oceano e 100 000 adultos reprodutores/100m de linha costeira estão distribuídos homogeneamente ao longo

da costa (10% de cobertura de adultos). Como anteriormente, o coeficiente de difusão turbulenta é assumido constante ($k = 10m^2/s$), pré-estabelecemos $tol = 1 \times 10^{-3}$, utilizamos uma malha uniforme com 30x60 elementos e passo de integração no tempo igual a $\Delta t = 8h$.

4.1.1 Escoamento ao Longo da Costa

As figuras 4.2, 4.4 e 4.6 mostram as distribuições do percentual de cobertura de adultos reprodutores no substrato apropriado resultante do escoamento uniforme ao longo da costa para diversas velocidades. Tais distribuições referem-se ao final do estágio juvenil (período em que os organismos são fisiologicamente capazes de se reproduzir), em todos os anos considerados.

Para um escoamento lento, com velocidade igual a $0,25cm/s$, o percentual de cobertura de adultos no substrato cresce rapidamente, partindo da condição inicial de 10% para um nível de equilíbrio de aproximadamente 55% (figuras 4.2 e 4.3). Para um escoamento com velocidade intermediária, de $1cm/s$, a distribuição do % de cobertura de adultos se desloca para jusante e posteriormente declina até a extinção (definida como a cobertura de adultos menor do que $0,02\%$ [Gaylord e Gaines [2000]]), conforme mostram as figuras 4.4 e 4.5. Para um escoamento com velocidade maior, de $4cm/s$, as larvas são transportadas tão rapidamente para longe do habitat disponível que não há assentamento suficiente para compensar a mortalidade de adultos, o que causa rápida extinção (figuras 4.6 e 4.7).

As velocidades do escoamento afetam a abundância e o padrão de distribuição das cracas adultas ao longo da costa (figuras 4.2, 4.4 e 4.6) por influenciar a dispersão de larvas e, conseqüentemente, o processo de recrutamento. As figuras 4.3, 4.5 e 4.7 descrevem a projeção no plano $y = 0$ da variação do percentual de cobertura de adultos reprodutores na costa ao longo do tempo, para escoamentos com velocidades iguais a $0,25cm/s$, $1cm/s$ e $4cm/s$, respectivamente. A partir de um valor inicial (100 000 adultos reprodutores/100m de linha costeira - 10% de cobertura) o percentual de cobertura, existente no primeiro estágio reprodutor considerado,

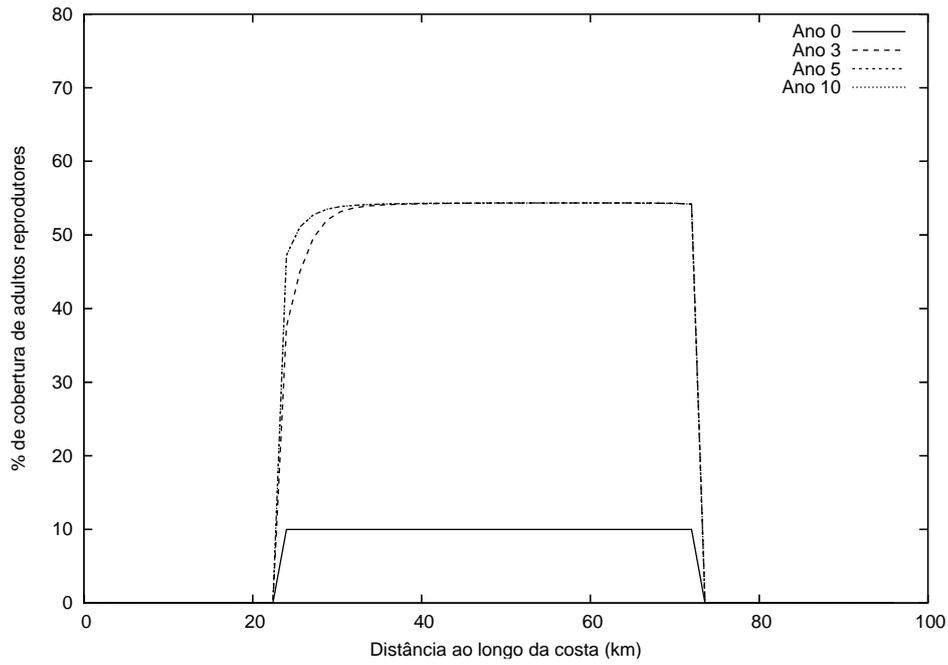


Figura 4.2: Distribuição do % de cobertura de adultos reprodutores ao longo da costa resultante do escoamento paralelo com $v_y = 0,25\text{cm/s}$.

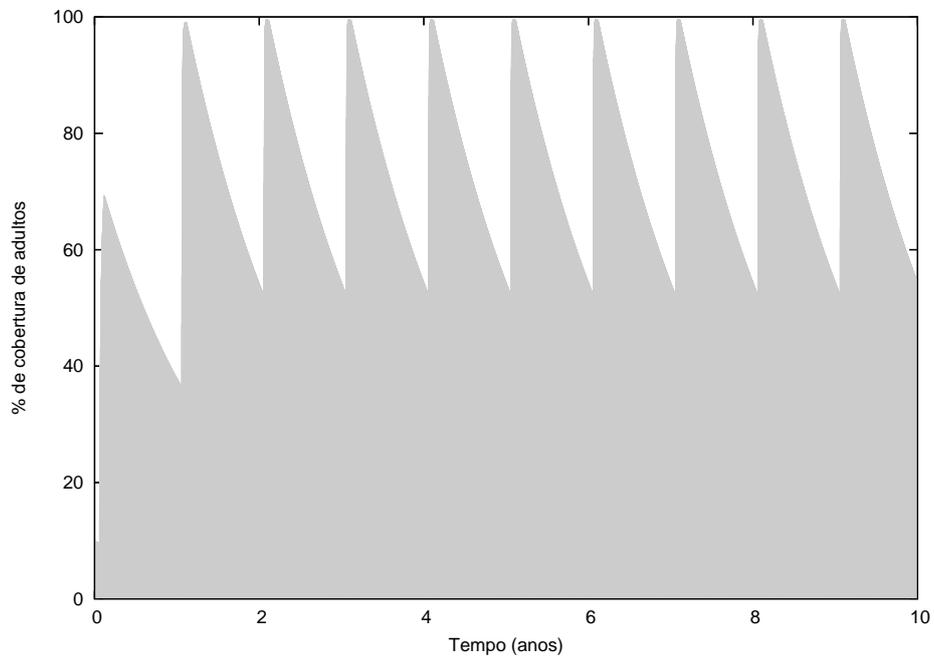


Figura 4.3: Variação do % de cobertura de adultos ao longo do tempo para escoamento paralelo com $v_y = 0,25\text{cm/s}$.

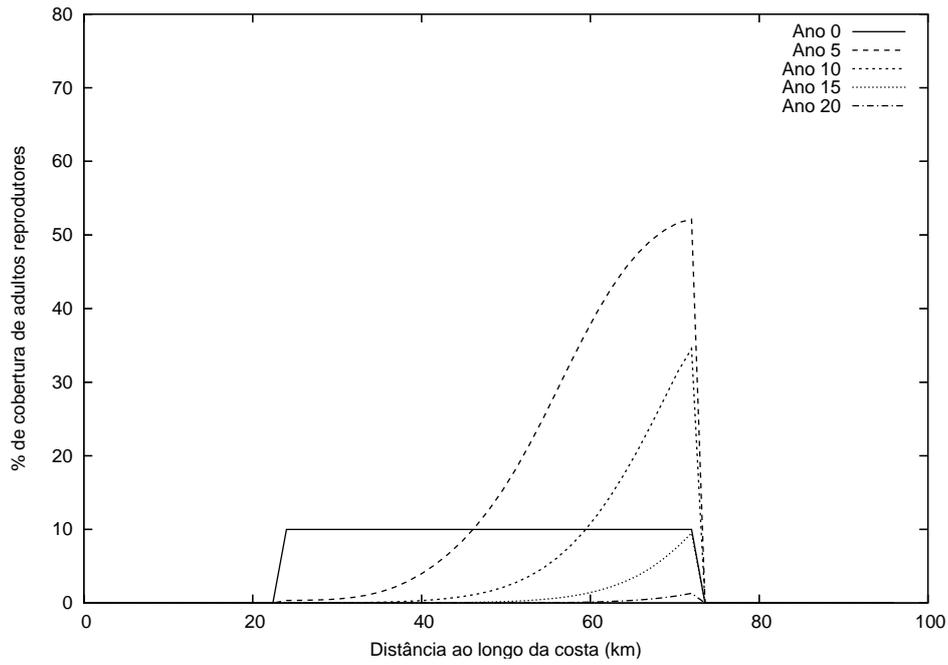


Figura 4.4: Distribuição do % de cobertura de adultos reprodutores ao longo da costa resultante do escoamento paralelo com $v_y = 1\text{cm/s}$.

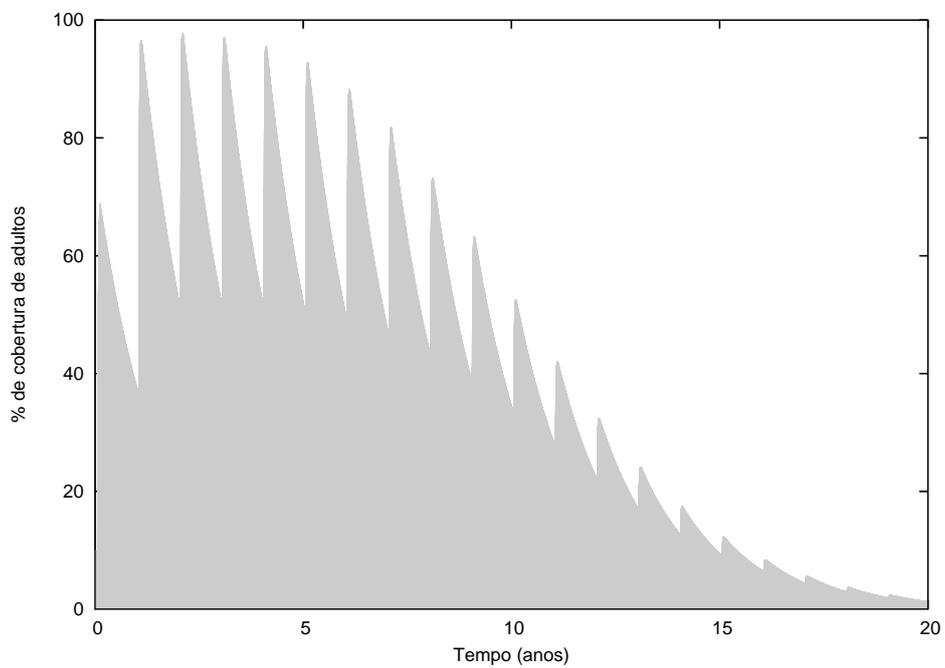


Figura 4.5: Variação do % de cobertura de adultos ao longo do tempo para escoamento paralelo com $v_y = 1\text{cm/s}$.

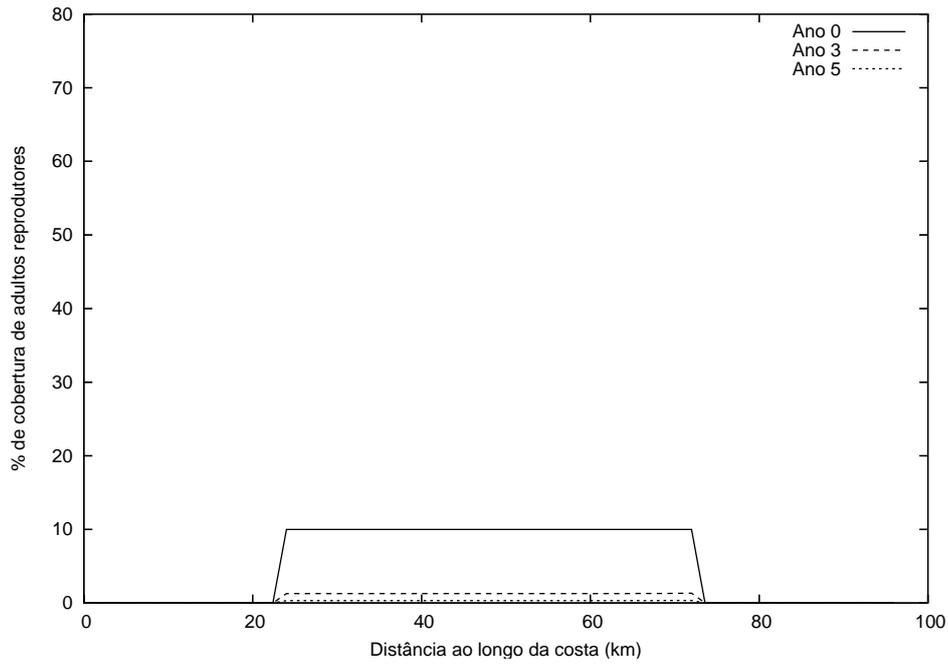


Figura 4.6: Distribuição do % de cobertura de adultos reprodutores ao longo da costa resultante do escoamento paralelo com $v_y = 4\text{cm/s}$.

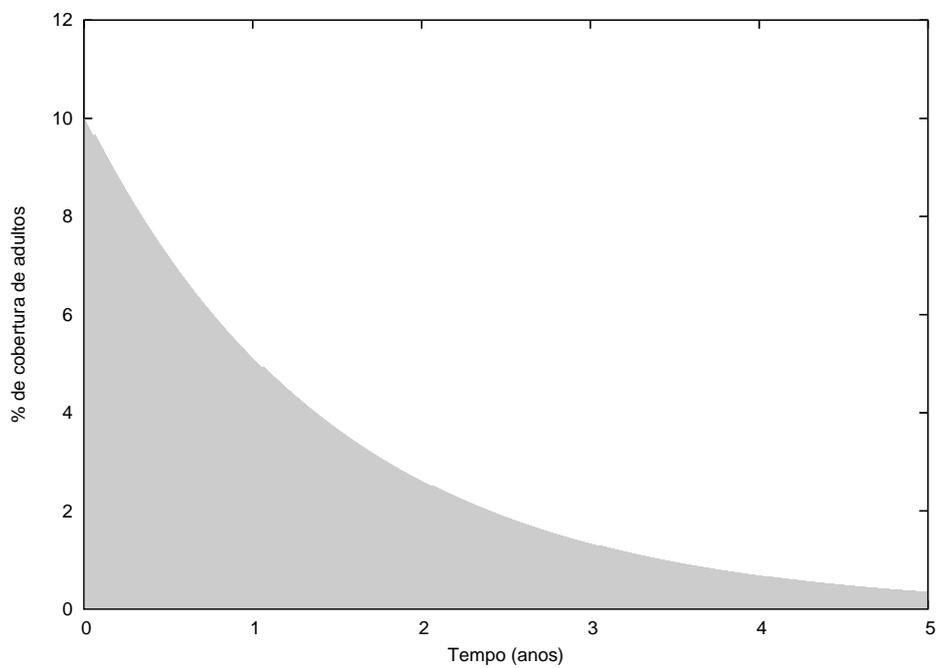


Figura 4.7: Variação do % de cobertura de adultos ao longo do tempo para escoamento paralelo com $v_y = 4\text{cm/s}$.

decrece devido à mortalidade dos adultos. Após o primeiro ano, tempo necessário para que as larvas que foram liberadas se desenvolvam, assentem e se transformem em adultos reprodutores, um pico aparece como resultado do modelo com estrutura de idade. Em geral, para escoamentos com velocidade igual a $0,25\text{cm/s}$ um ciclo limite é alcançado em 5 anos no substrato apropriado, independentemente do tipo de escoamento como veremos na próxima seção. Para as velocidades iguais a 1cm/s e 4cm/s pode-se observar a evolução da distribuição do percentual de cobertura de adultos ao longo do tempo enquanto a população declina para a extinção.

4.1.2 Escoamento Convergente

As figuras 4.8, 4.10 e 4.12 apresentam as distribuições do percentual de cobertura de adultos reprodutores no substrato apropriado resultante do escoamento convergente, o qual representa a colisão de duas correntes de mesma direção e sentidos opostos que fluem paralelas à costa, para diversas velocidades. Tais distribuições também referem-se ao final do estágio juvenil e exibem um comportamento análogo ao do escoamento ao longo da costa.

Sob estas condições de escoamento com a velocidade igual a $0,25\text{cm/s}$, a população de adultos aumenta rapidamente para níveis de equilíbrio, como no caso anterior (figuras 4.8 e 4.9). Entretanto, para a velocidade intermediária de (1cm/s), o padrão da distribuição de adultos é diferente, ocorrendo agora uma concentração maior de cracas no centro do habitat apropriado, que posteriormente decresce em abundância até a sua extinção (figura 4.10 e 4.11). Com a velocidade de 4cm/s o rápido afastamento das larvas da costa, provoca, como na figura 4.7, a extinção (figuras 4.12 e 4.13).

Vale lembrar que este comportamento nem sempre é verificado. Quando adotamos como processos de circulação oceânicos eventos sucessivos de ressurgência e relaxação, com velocidades intermediárias ou maiores, a população de adultos pode persistir ao longo do tempo (figuras 3.27 e 3.28).

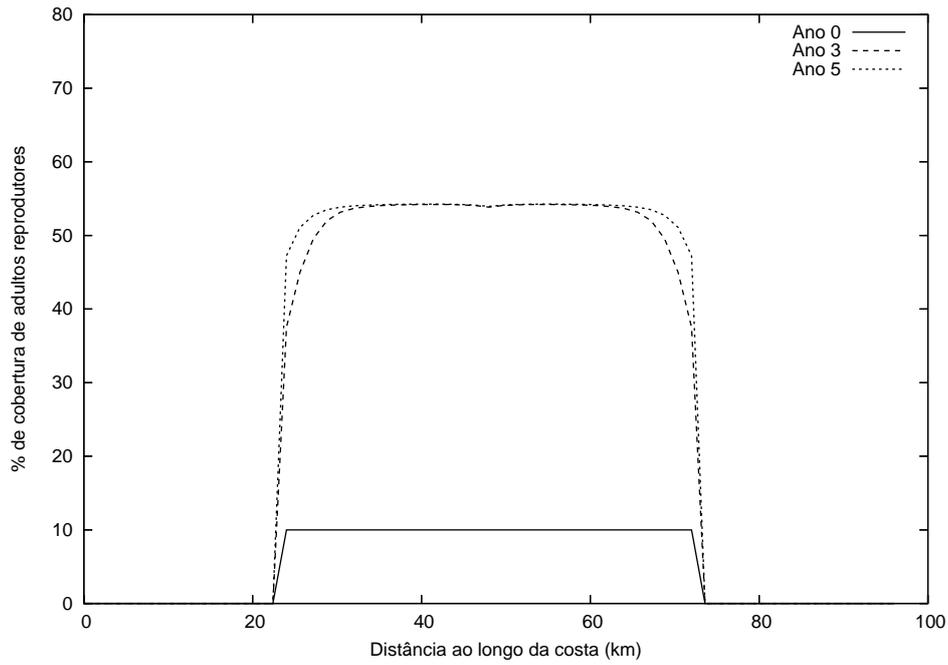


Figura 4.8: Distribuição do % de cobertura de adultos reprodutores ao longo da costa resultante do escoamento convergente com velocidade igual a $0,25\text{cm/s}$.

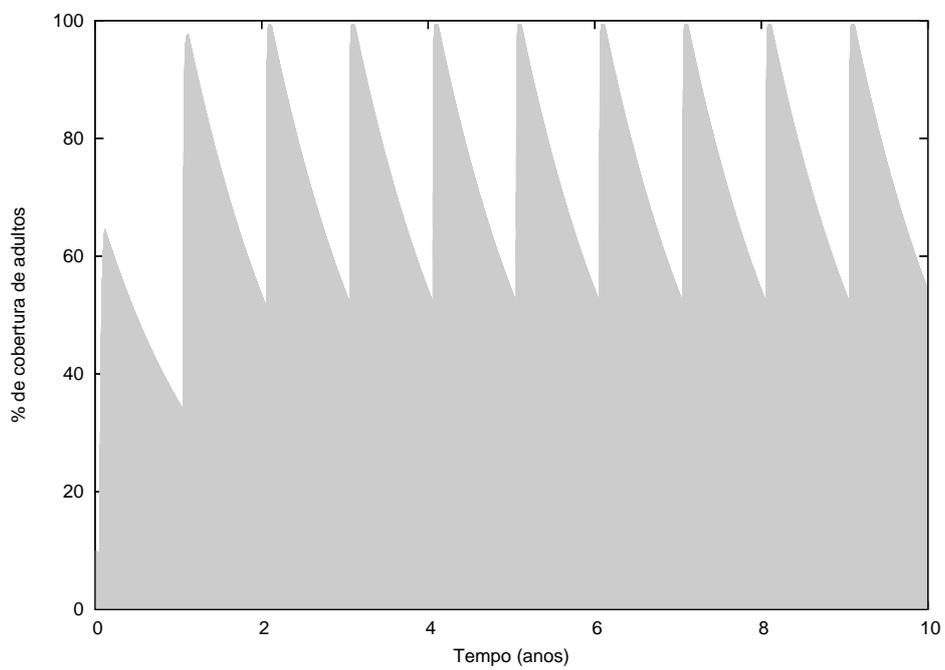


Figura 4.9: Variação do % de cobertura de adultos ao longo do tempo para escoamento convergente com velocidade igual a $0,25\text{cm/s}$.

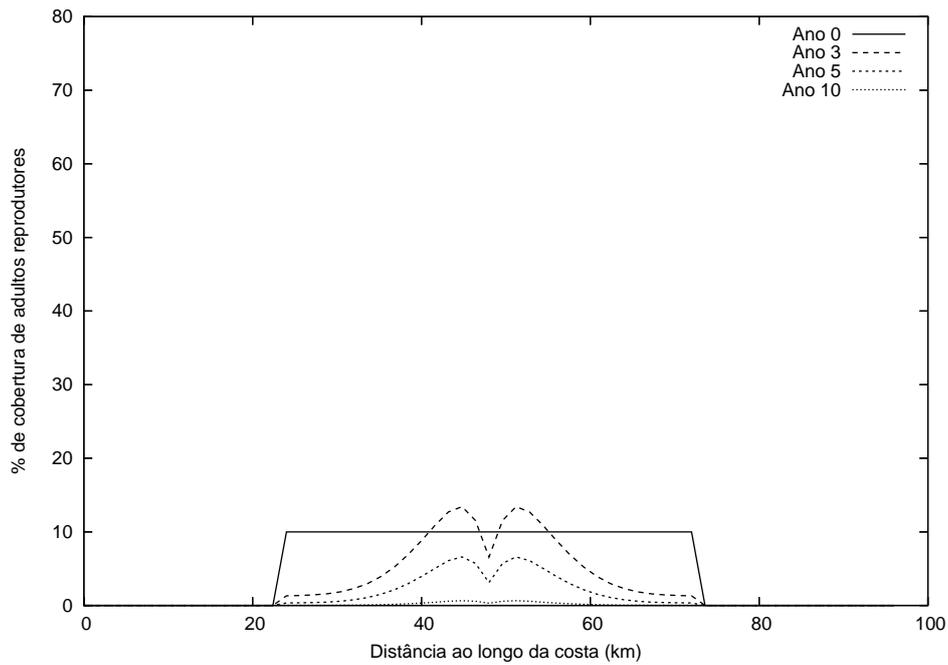


Figura 4.10: Distribuição do % de cobertura de adultos reprodutores ao longo da costa resultante do escoamento convergente com velocidade igual a 1cm/s .

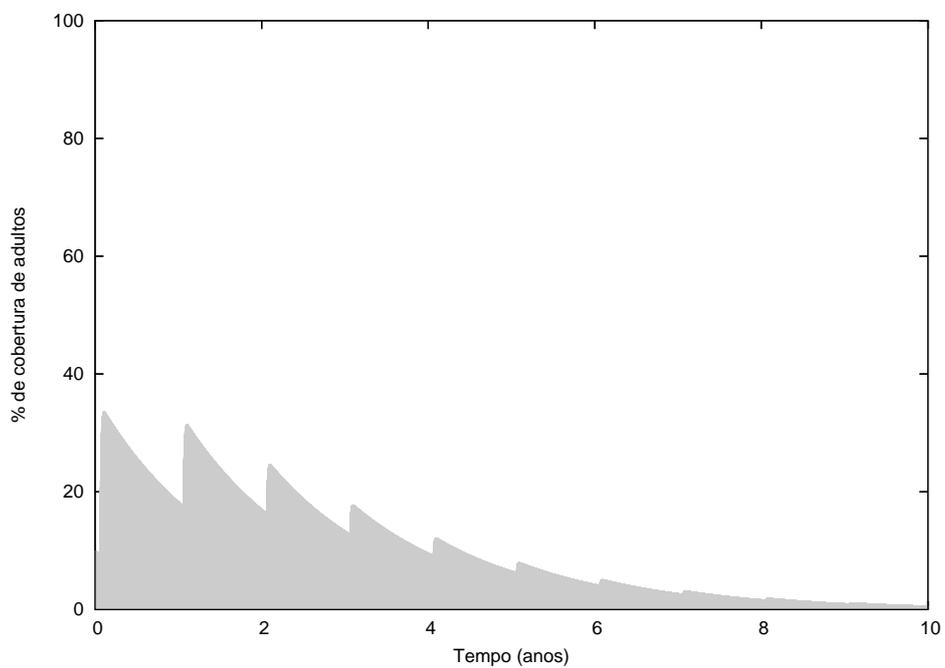


Figura 4.11: Variação do % de cobertura de adultos ao longo do tempo para escoamento convergente com velocidade igual a 1cm/s .

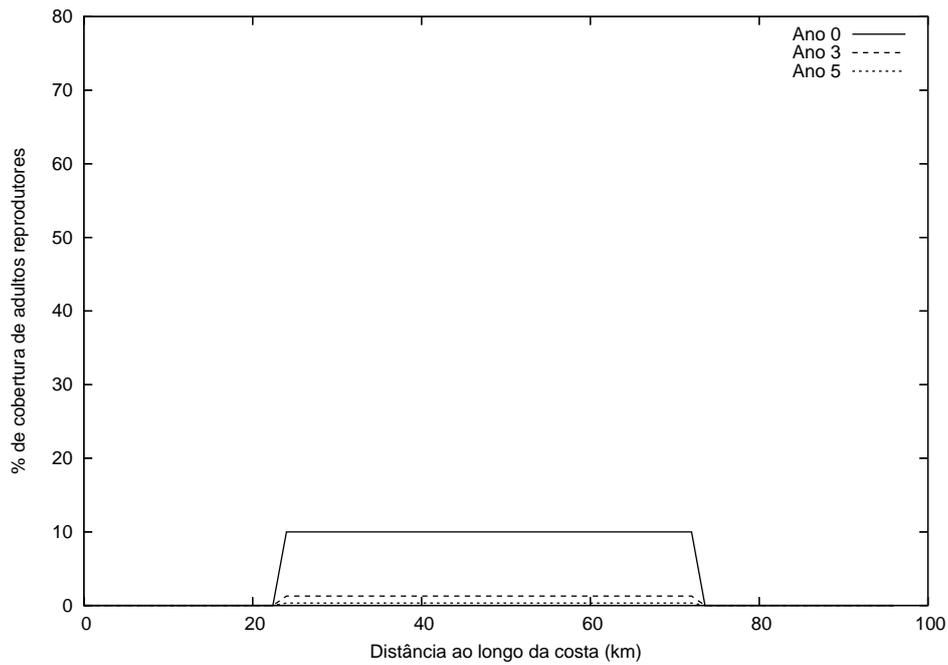


Figura 4.12: Distribuição do % de cobertura de adultos reprodutores ao longo da costa resultante do escoamento convergente com velocidade igual a 4cm/s .

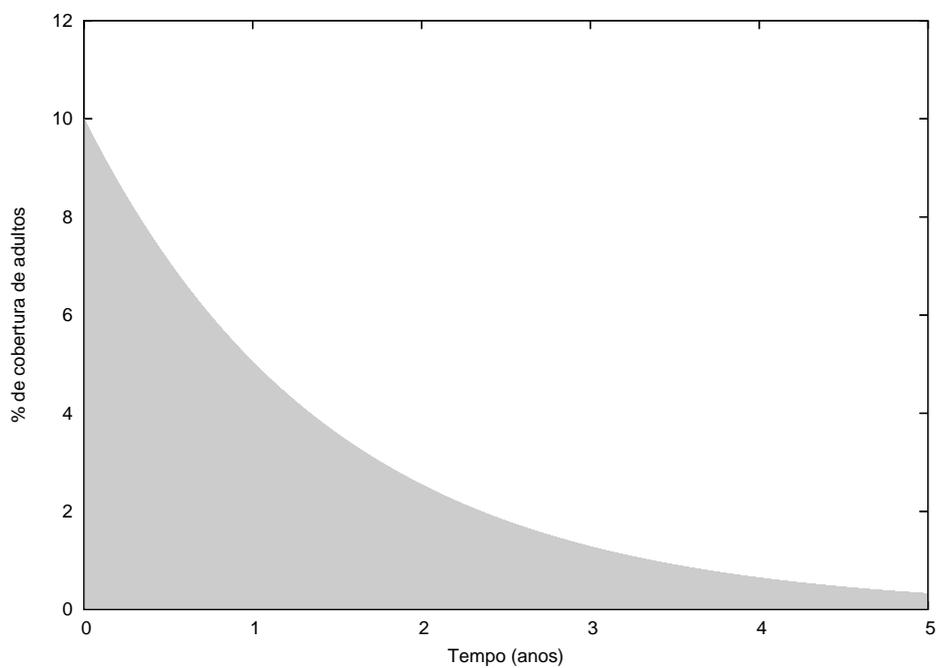


Figura 4.13: Variação do % de cobertura de adultos ao longo do tempo para escoamento convergente com velocidade igual a 4cm/s .

4.2 A Qualidade do Habitat

Passadas as etapas de pré-assentamento (reprodução da espécie, dispersão, desenvolvimento e sobrevivência das larvas) das cracas *Balanus glandula*, os organismos podem se fixar ao encontrar um substrato apropriado e iniciar a sua metamorfose. Porém, o processo de assentamento é governado por forças físicas, no qual as larvas são influenciadas pela interação entre o fluido em movimento e a superfície do sólido estacionário [Moore et al., 1994]. O tipo e a heterogeneidade do substrato em conjunto com a circulação da água sobre o substrato determinam a distribuição de larvas sobre este, trazendo ou afastando as larvas [Bourget et al., 1994], o que irá afetar a colonização do substrato.

Em todas as simulações numéricas realizadas até agora considerou-se que a parte central da linha costeira era formada inteiramente por um substrato rochoso apropriado para o recrutamento das cracas. Para determinar os efeitos do tipo do habitat (adequado ou inadequado) sobre estes organismos, nesta seção assume-se que a região central da linha costeira é composta por três sub-regiões, conforme apresentado na figura 2.1. As sub-regiões I referem-se a substratos rochosos apropriados para as cracas, enquanto que as sub-regiões II denotam substratos inapropriados. Os mesmos padrões de circulação oceanográfica que influenciaram a população de cracas para o habitat contínuo afetam, agora, as populações costeiras que se encontram nos sítios I. Para os experimentos a seguir considera-se que a seção ao sul está, inicialmente, com 10% de ocupação e a seção ao norte está desabitada.

4.2.1 Escoamento ao Longo da Costa

Na figura 4.14 podemos observar que para o escoamento lento ($0,25\text{cm/s}$) a população de adultos da seção sul cresce para um nível de aproximadamente 55%. Na seção norte, o substrato vai sendo ocupado gradualmente até atingir o mesmo nível de equilíbrio. Para o escoamento de velocidade intermediária, devido ao transporte das larvas mais intenso, a população de adultos na seção sul atinge a extinção sem ter alcançado valores significativos. Já na seção norte, que es-

tava inicialmente vazia, a população cresce e depois decresce até a extinção (figura 4.15). Para a velocidade de escoamento igual a 4cm/s , na seção sul a população cai rapidamente para extinção, enquanto que na seção norte as larvas são varridas tão rapidamente para fora da costa de modo que quase não há assentamento nesta região (figura 4.16). Comparando-se estes resultados com os obtidos sem a fragmentação do habitat (figuras 4.2, 4.4 e 4.6) observa-se que este padrão de escoamento não conduz a diferentes padrões de distribuição da população adulta, mesmo para uma distribuição inicial diferente.

4.2.2 Escoamento Convergente

Para a velocidade de escoamento lento, igual a $0,25\text{cm/s}$, a população de adultos atinge rapidamente o nível de equilíbrio (5 anos) na seção sul (figura 4.17). Na seção norte, observa-se um resultado curioso que vale ressaltar: apesar do padrão da corrente que circula em suas margens e de estar inicialmente vazio, uma pequena população pode ser observada na parte mais central desta seção no ano 3. Posteriormente, esta população cresce até atingir o equilíbrio em torno do ano 15. Isto acontece pois o efeito da difusão é suficientemente forte para vencer o efeito advectivo e, portanto, levar larvas para as proximidades do habitat apropriado. Estas podem, então, recrutar, crescer e se reproduzir. Para a velocidade intermediária, os efeitos advectivos preponderam sobre os difusivos na vizinhança do habitat mais ao norte. Assim, como mostrado na figura 4.18, a seção norte permanece vazia enquanto na seção sul a população se concentra na região mais central da costa, decrescendo em seguida até extinguir-se. Quando a velocidade é igual a 4cm/s a população do habitat sul decresce rapidamente do valor inicial, conforme mostra a figura 4.19. Novamente observa-se a preservação do padrão de distribuição dos adultos quando os efeitos difusivos preponderam. Isto ocorre independentemente da condição inicial estabelecida no habitat norte.

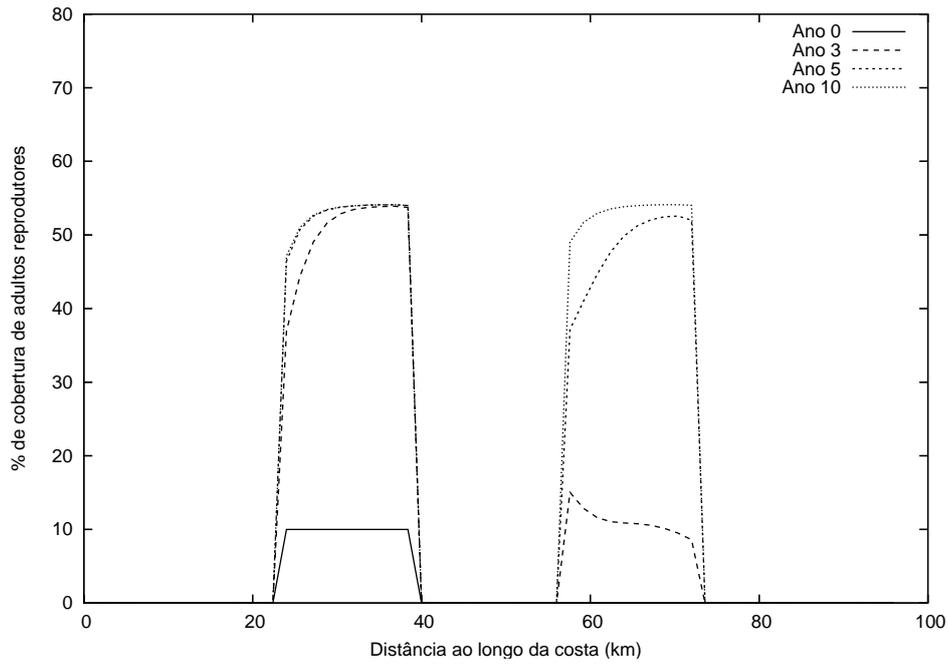


Figura 4.14: Distribuição do % de cobertura de adultos reprodutores ao longo da costa resultante do escoamento paralelo com $v_y = 0,25\text{cm/s}$.

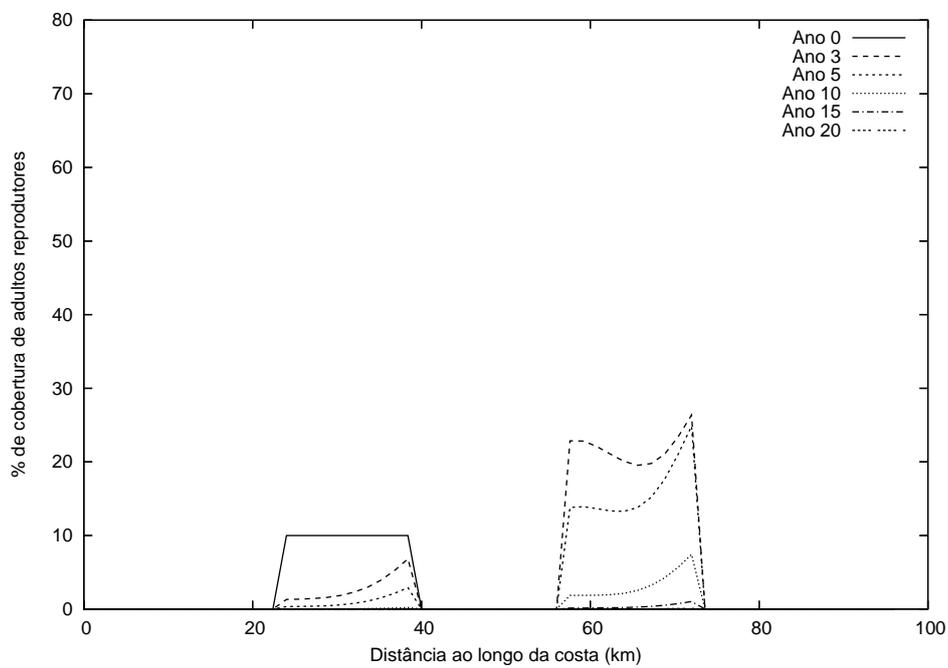


Figura 4.15: Distribuição do % de cobertura de adultos reprodutores ao longo da costa resultante do escoamento paralelo com $v_y = 1\text{cm/s}$.

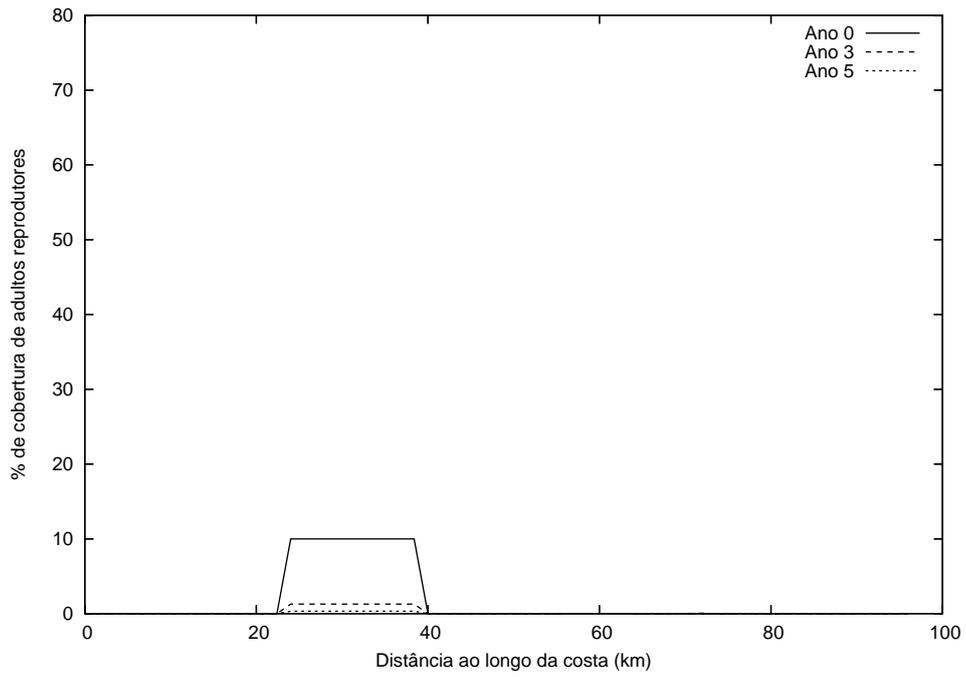


Figura 4.16: Distribuição do % de cobertura de adultos reprodutores ao longo da costa resultante do escoamento paralelo com $v_y = 4 \text{ cm/s}$.

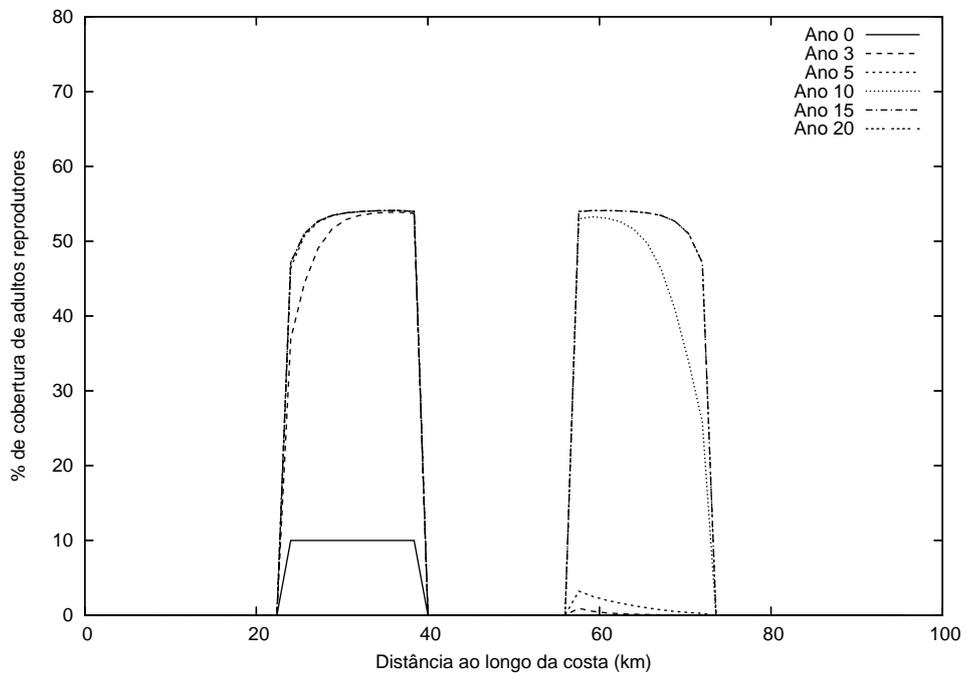


Figura 4.17: Distribuição do % de cobertura de adultos reprodutores ao longo da costa resultante do escoamento convergente com velocidade igual a $0,25 \text{ cm/s}$.

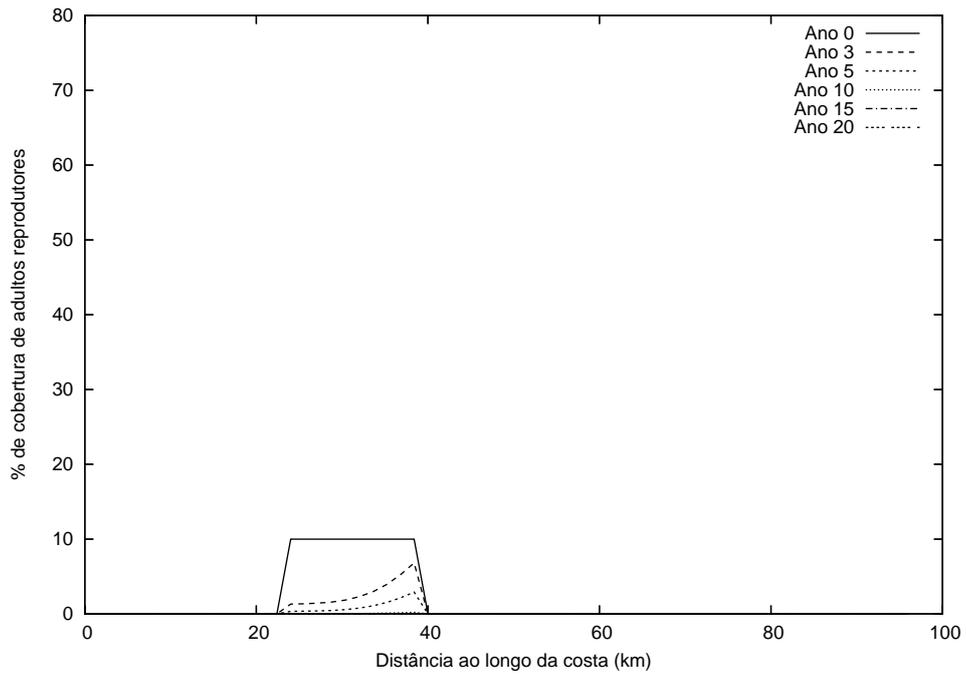


Figura 4.18: Distribuição do % de cobertura de adultos reprodutores ao longo da costa resultante do escoamento convergente com velocidade igual a 1cm/s .

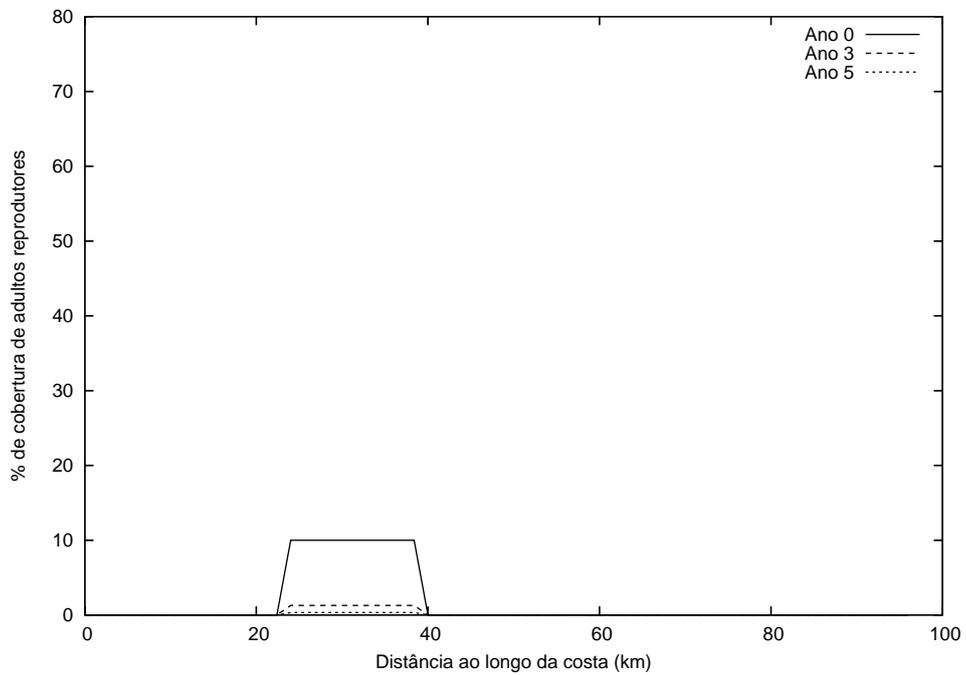


Figura 4.19: Distribuição do % de cobertura de adultos reprodutores ao longo da costa resultante do escoamento convergente com velocidade igual a 4cm/s .

4.3 Temperatura

A estrutura dos ecossistemas marinhos costeiros está fortemente relacionada à dispersão das larvas de seus organismos. As distâncias que as larvas são transportadas dependem não somente da magnitude e da direção das correntes marítimas, mas também da duração dos estágios de vida pelágicos [Pfeiffer-Hoyt e McManus, 2005]. A longevidade e a taxa de crescimento das larvas planctônicas podem ser afetadas por fatores ambientais, tais como temperatura e disponibilidade de alimentos [Anil et al., 2001; Pfeiffer-Hoyt e McManus, 2005]. A temperatura interfere na fisiologia das larvas podendo acelerar ou retardar seu metabolismo e a concentração de alimentos adequada na coluna d'água garante o fornecimento de energia para o seu crescimento [Pfeiffer-Hoyt e McManus, 2005]. Para as larvas de cracas, o aumento da temperatura e da disponibilidade de alimentos tem um efeito positivo sobre as taxas de desenvolvimento das larvas [Pfeiffer-Hoyt e McManus, 2005; Qiu e Qian, 1997; Strathmann et al., 1981]. Experimentos realizados em laboratório com as cracas *Balanus glandula* mostram que o tempo no qual as larvas pré-competentes (náuplios) levam para atingir o estágio de competência (cípris) é de cerca de 22 dias em temperaturas de $9,5^{\circ}\text{C}$ e de 10 dias em temperaturas de 17°C (para uma concentração de alimentos constante) [Strathmann et al., 1981]. A duração do estágio das larvas cípris é pequena se o substrato apropriado for prontamente encontrado. Na ausência do habitat apropriado as larvas competentes de *Balanus glandula* podem durar em média, sob condições laboratoriais, entre 19 dias a 17°C e 35 dias a $9,5^{\circ}\text{C}$, com plena capacidade de sucesso metamórfico¹ [Strathmann et al., 1981]. Após um curto período de pré-competência larval, Brown e Roughgarden [1985] observaram que, em média, as larvas cípris de *Balanus glandula* são maiores do que aquelas que tiveram o estágio de pré-competência mais

¹ O estágio de competência se encontra no final da fase larval e envolve uma intensa mudança fisiológica e morfológica durante a transição para as formas adultas bentônicas. Durante este estágio, as larvas não se alimentam e dependem, portanto, das reservas de energia (lipídeos) acumuladas durante o desenvolvimento das larvas pré-competentes. A quantidade de lipídeos disponível na reserva tem um forte impacto sobre a sobrevivência, o tempo de desenvolvimento, a taxa de crescimento e o sucesso do recrutamento das larvas cípris [Anil et al., 2001].

longo. Assim, as larvas que se desenvolvem mais rápido podem acumular mais lipídeos e utilizar esta reserva de energia para prolongar o estágio cípris [Pfeiffer-Hoyt e McManus, 2005]. Ao encontrar o substrato apropriado estão mais aptas para competir por espaço [Anil et al., 2001], assentar e fornecer mais energia para a sobrevivência ao primeiro estágio juvenil [Pfeiffer-Hoyt e McManus, 2005]. Portanto, a duração naupliar afeta a dispersão das larvas e desta forma influencia a dinâmica das populações de cracas Pfeiffer-Hoyt e McManus [2005].

Nesta seção, diversas combinações entre os períodos de duração dos estágios de pré-competência e competência com o padrão de escoamento oceanográfico paralelo a costa são usadas para determinar a dinâmica populacional das cracas adultas. Os valores do período de duração das larvas pré-competentes utilizados nas simulações são baseados no trabalho apresentado por [Anil et al., 2001] (12 – 54 *dias*) que modela o desenvolvimento larval das cracas *Balanus glandula* sujeitas às variações ambientais da temperatura (10 – 15°C) e da concentração de alimento - clorofila - (0,2-12 $\mu\text{g Chl a L}^{-1}$) encontradas na Califórnia central. Para as larvas competentes utilizou-se os valores apresentados em [Strathmann et al., 1981].

Na série inicial de experimentos numéricos, a importância da duração do estágio de pré-competência no processo de recrutamento é investigada. Para isto, são consideradas duas situações distintas. Na primeira, as larvas pré-competentes estão sujeitas às condições mais favoráveis de temperatura e concentração de alimentos e, portanto, desenvolveram-se em 12 *dias*. Na segunda, as larvas desenvolveram-se em condições ambientais desfavoráveis e a duração do estágio de pré-competência (*EPC*) prolongou-se por 42 *dias*. Em todos os experimentos numéricos a duração do estágio de competência larval (*EC*) permanece constante e igual a 21 *dias* (valor adotado nas simulações anteriores).

Para o estágio de pré-competência de 12 *dias* e a velocidade de escoamento igual a 0,25 cm/s , a figura 4.20 mostra que a densidade de adultos ao longo do costão rochoso cresce mais rapidamente para um nível de equilíbrio de aproximadamente 55% de cobertura, isto é, em 3 *anos* este percentual já é atingido.

Este tempo é inferior ao necessário para atingir o equilíbrio para $EPC = 21$ dias (figura 4.2). Para a velocidade intermediária igual a 1cm/s , o percentual de cobertura de adultos no substrato também aumenta rapidamente, mas deslocando-se para jusante enquanto diminui lentamente (figura 4.21). Para a velocidade de escoamento de 4cm/s , a figura 4.22 mostra que devido ao padrão de corrente e à intensidade da velocidade, a pequena população de cracas adultas reprodutoras que rapidamente se concentrou na parte norte do substrato extinguiu-se em aproximadamente 10 anos, bastante superior ao necessário para atingir a extinção com $EPC = 21$ dias (figura 4.6). Estes resultados diferem, então, quantitativamente daqueles apresentados nas figuras 4.2, 4.4 e 4.6, pois a curta duração do estágio de pré-competência diminui a escala de dispersão das larvas transportadas na coluna d'água, permitindo, desta forma, que estes organismos estejam mais próximos da costa ao entrarem no período de competência.

Quando o estágio de pré-competência é maior, de 42 dias, observa-se um efeito contrário para todos os níveis de velocidade de escoamento considerados (figuras 4.23, 4.24 e 4.25). Agora, o aumento do tempo de desenvolvimento das larvas pré-competentes afeta negativamente o processo de recrutamento por afastar as larvas do habitat rochoso. Para a velocidade de escoamento igual a $0,25\text{cm/s}$, a figura 4.23 mostra que a população de adultos passa a se concentrar principalmente na região centro-norte do substrato enquanto decai lentamente. Para as velocidades iguais a 1cm/s e 4cm/s , associadas à longa permanência das larvas no estágio de pré-competência, as populações locais decrescem mais rapidamente do valor inicial até a extinção (figuras 4.24 e 4.25).

Para determinar o efeito da duração do estágio de competência na dinâmica populacional das cracas *Balanus glandula* procedemos da mesma forma que no caso anterior: fixamos o tempo de duração do estágio de pré-competência em 21 dias e variamos a duração do período de competência.

Utilizando o menor período de competência ($EC = 19$ dias) observado para as cracas *Balanus glandula* nos estudos laboratoriais de Strathmann et al. [1981],

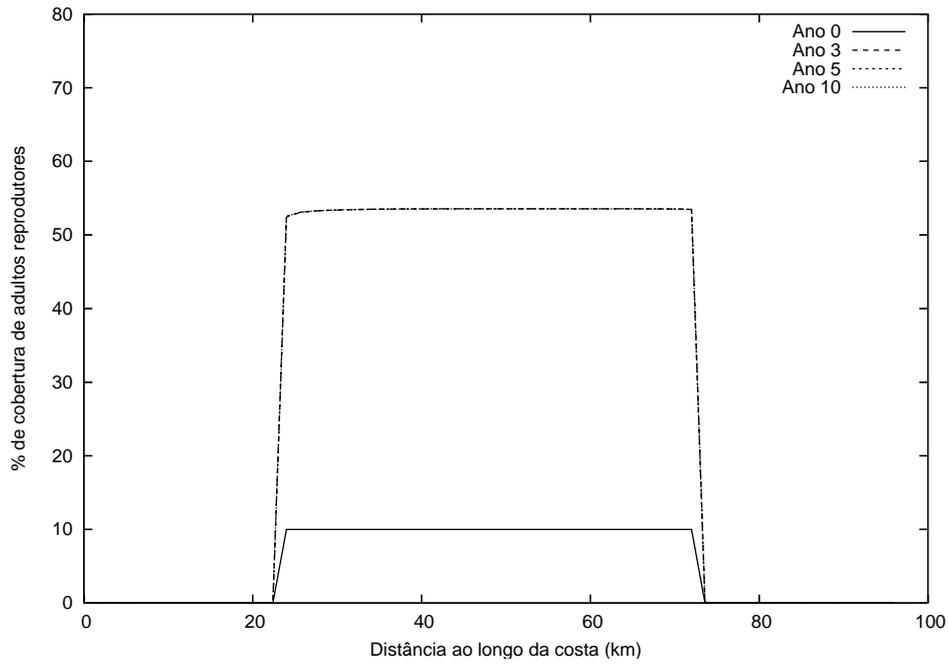


Figura 4.20: Distribuição do % de cobertura de adultos reprodutores ao longo da costa para $EPC = 12$ dias e $v_y = 0,25$ cm/s.

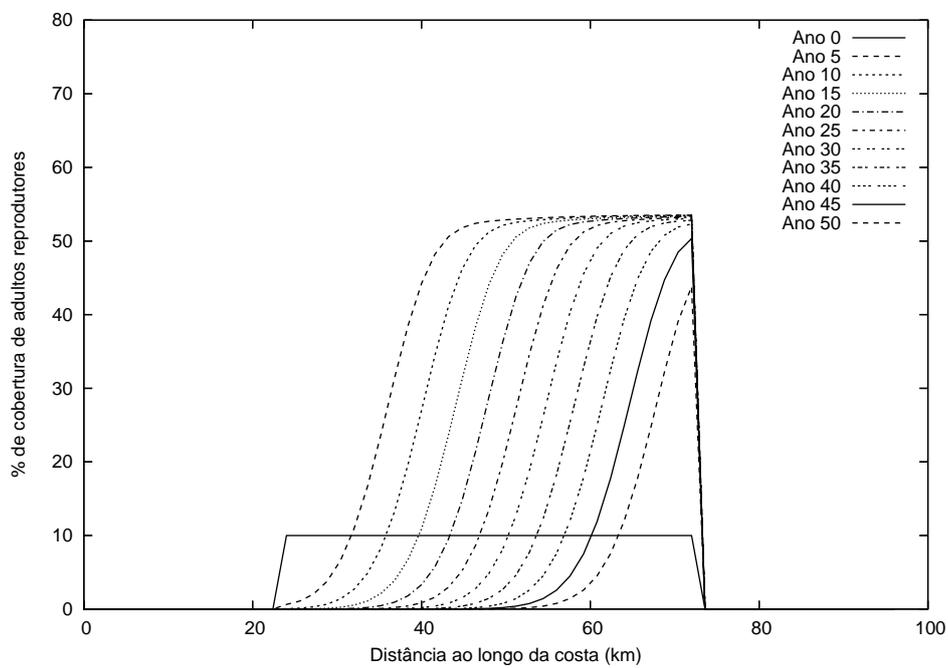


Figura 4.21: Distribuição do % de cobertura de adultos reprodutores ao longo da costa para $EPC = 12$ dias e $v_y = 1$ cm/s.

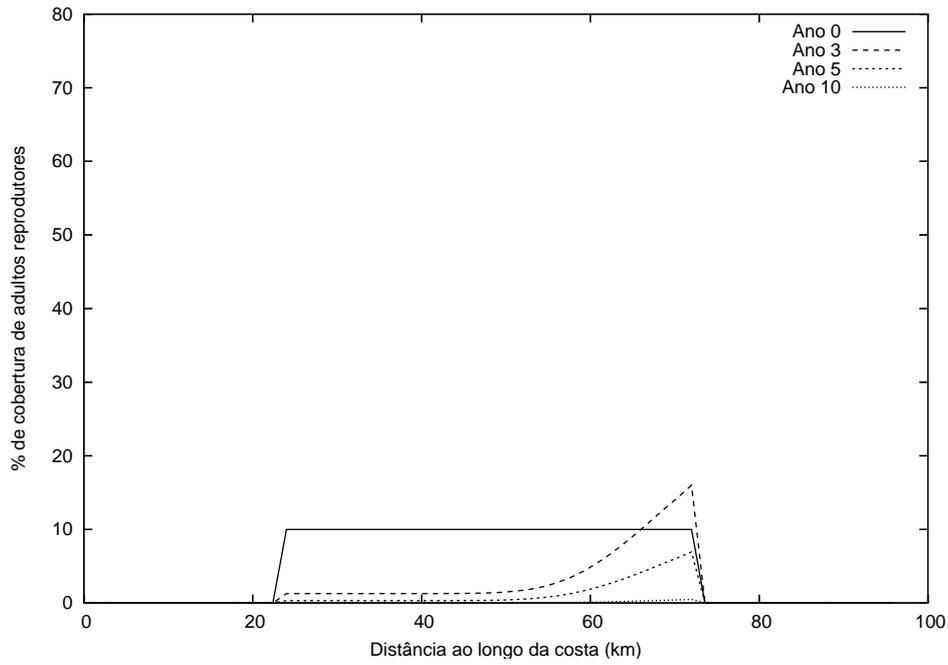


Figura 4.22: Distribuição do % de cobertura de adultos reprodutores ao longo da costa para $EPC = 12 \text{ dias}$ e $v_y = 4\text{cm/s}$.

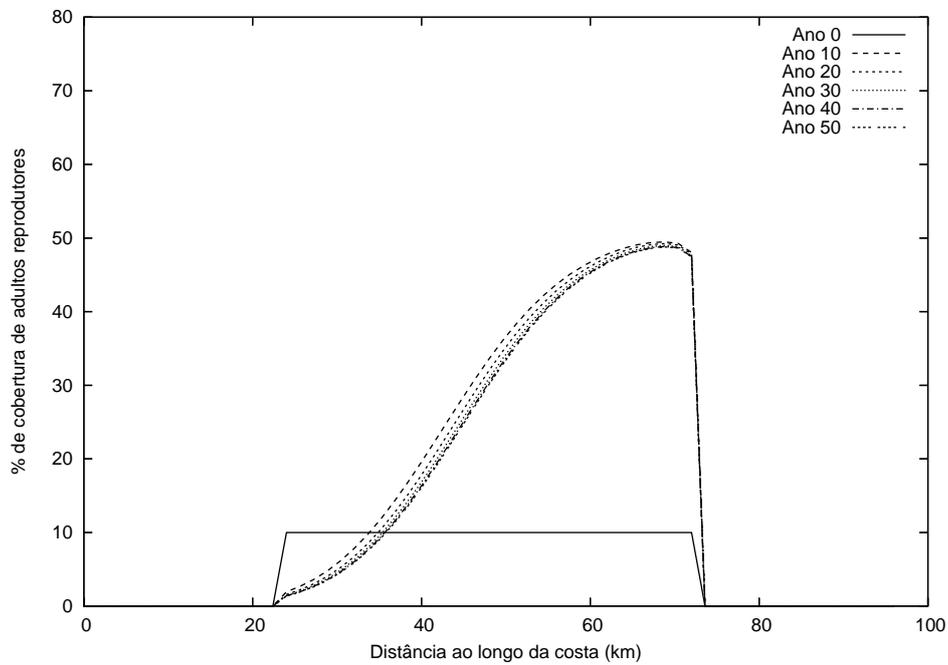


Figura 4.23: Distribuição do % de cobertura de adultos reprodutores ao longo da costa para $EPC = 42 \text{ dias}$ e $v_y = 0,25\text{cm/s}$.

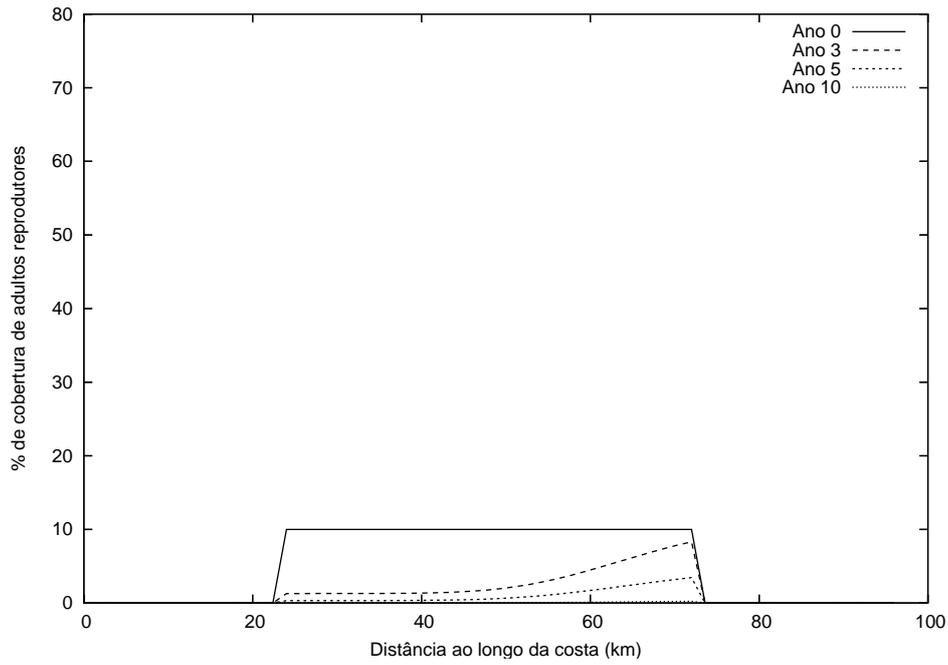


Figura 4.24: Distribuição do % de cobertura de adultos reprodutores ao longo da costa para $EPC = 42$ dias e $v_y = 1\text{cm/s}$.

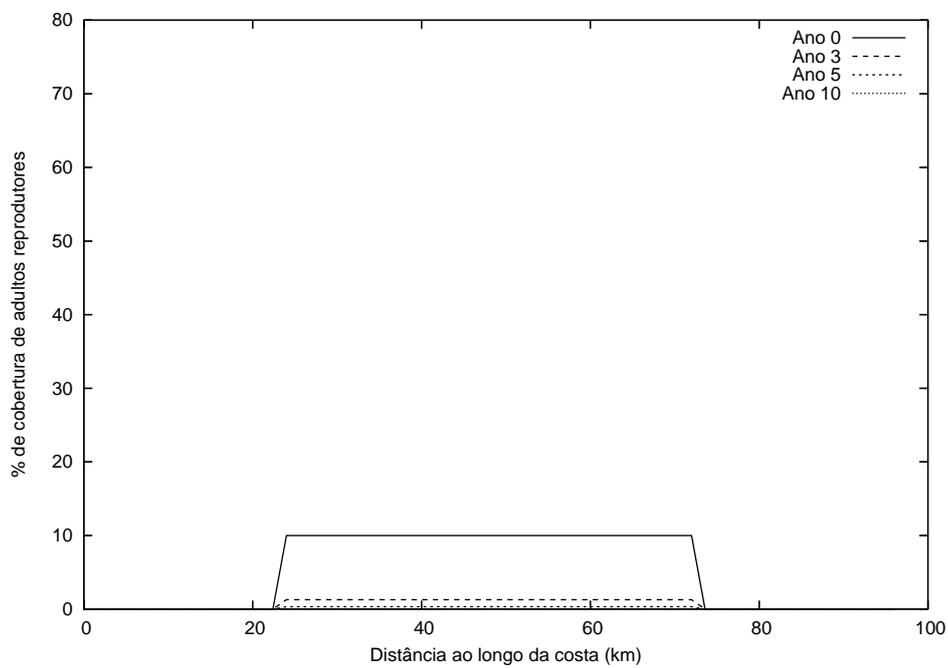


Figura 4.25: Distribuição do % de cobertura de adultos reprodutores ao longo da costa para $EPC = 42$ dias e $v_y = 4\text{cm/s}$.

observa-se que a abundância e o padrão de distribuição das cracas adultas ao longo da costa apresentados nas figuras 4.26, 4.27 e 4.28 são similares aqueles apresentados nas figuras 4.2, 4.4 e 4.6 devido a proximidade da duração dos estágios de vida da fase larval em todos os casos.

Para o estágio de competência de 35 *dias*, o comportamento qualitativo ilustrado pelas figuras 4.29, 4.30 e 4.31 é também o mesmo que na situação anterior (figuras 4.26, 4.27 e 4.28). Pode-se então deduzir que a duração do estágio de pré-competência é, este sim, um fator determinante na dinâmica populacional destes organismos. Isto ocorre porque durante este período as larvas podem ser transportadas para longe do habitat rochoso antes de tornarem-se fisiologicamente aptas para assentarem.

Na próxima série de experimentos será considerada uma situação mais realista na qual a duração dos estágios da fase de vida larval varia anualmente segundo as condições ambientais, como mostra a tabela 4.1. As condições de temperatura e concentração de alimentos favoráveis ao desenvolvimento das larvas são representadas por estágios de pré-competência menores e períodos de competência maiores. Por outro lado, as condições desfavoráveis são representadas por uma maior duração do estágio de pré-competência e períodos de competência menores.

As figuras 4.32, 4.33 e 4.34 mostram a distribuição dos adultos reprodutores no substrato rochoso resultante da interação entre os processos oceanográficos e os diversos períodos de duração dos estágios larvais de pré-competência e competência (tabela 4.1). Para a velocidade de escoamento mais lenta ($0,25\text{cm/s}$), a população de cracas adultas aumenta rapidamente do valor inicial. Pode-se perceber que nos anos em que os estágios de pré-competência são mais longos (anos 5 e 11), o % de cobertura de adultos ao longo da costa é menor. Para a velocidade intermediária (1cm/s), a população de adultos se desloca para jusante e posteriormente decresce até se extinguir. Para a velocidade igual a 4cm/s , o % de cobertura de adultos reprodutores decresce rapidamente do valor inicial devido ao intenso padrão de escoamento.

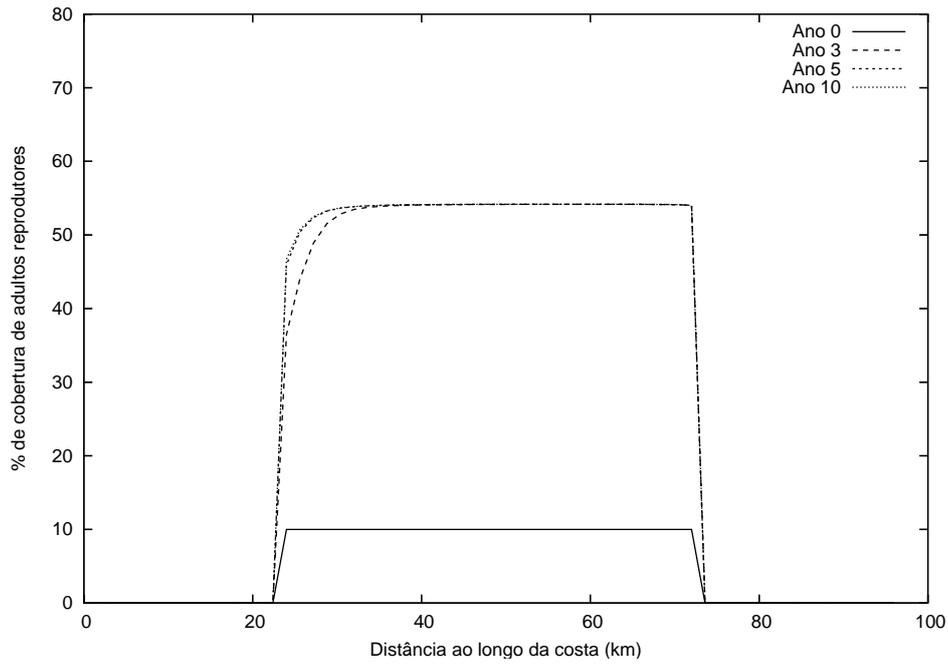


Figura 4.26: Distribuição do % de cobertura de adultos reprodutores ao longo da costa para $EC = 19 \text{ dias}$ e $v_y = 0,25 \text{ cm/s}$.

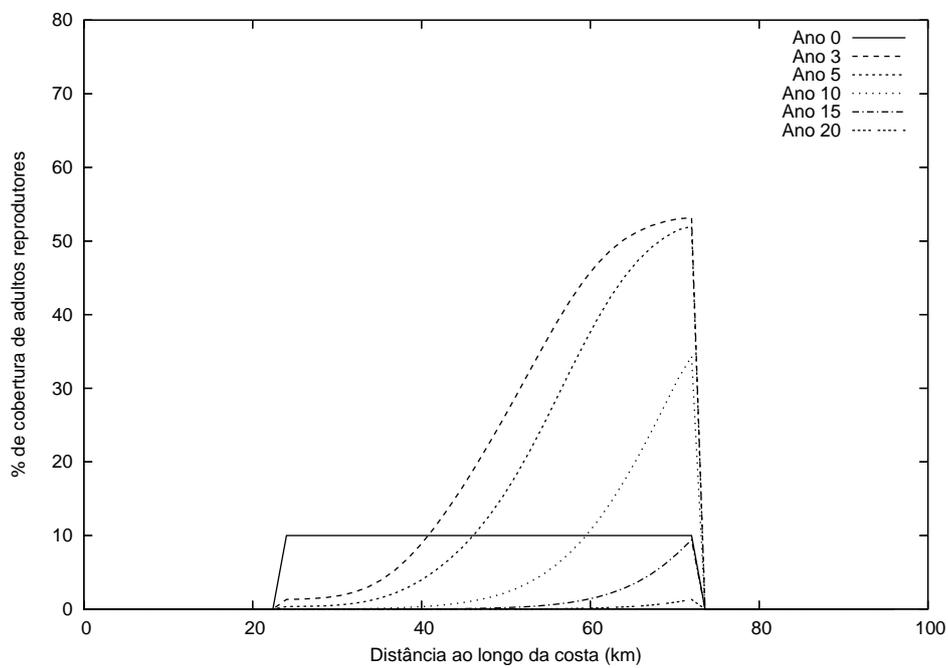


Figura 4.27: Distribuição do % de cobertura de adultos reprodutores ao longo da costa para $EC = 19 \text{ dias}$ e $v_y = 1 \text{ cm/s}$.

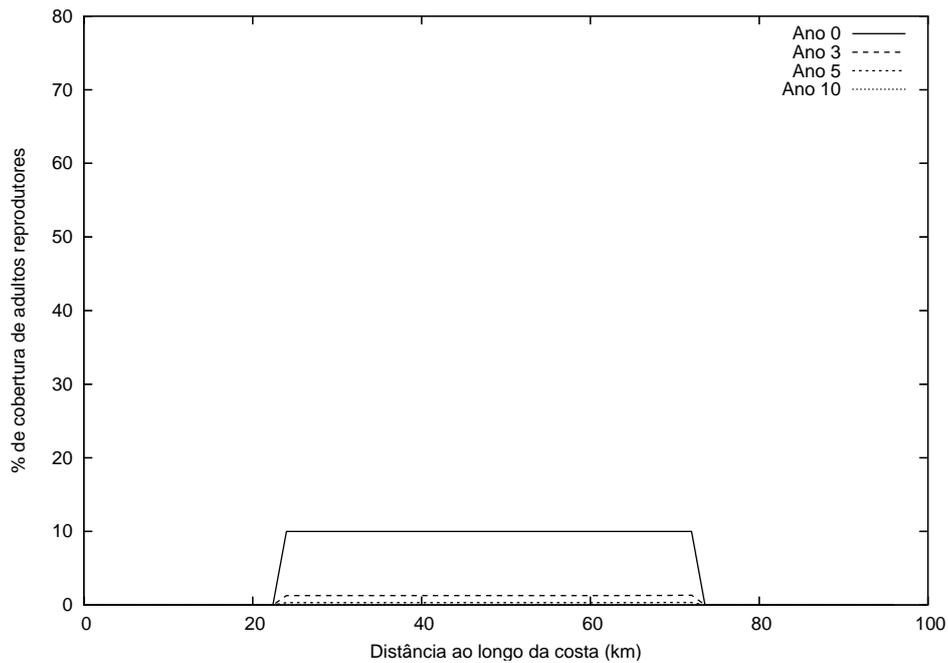


Figura 4.28: Distribuição do % de cobertura de adultos reprodutores ao longo da costa para $EC = 19$ dias e $v_y = 4$ cm/s.

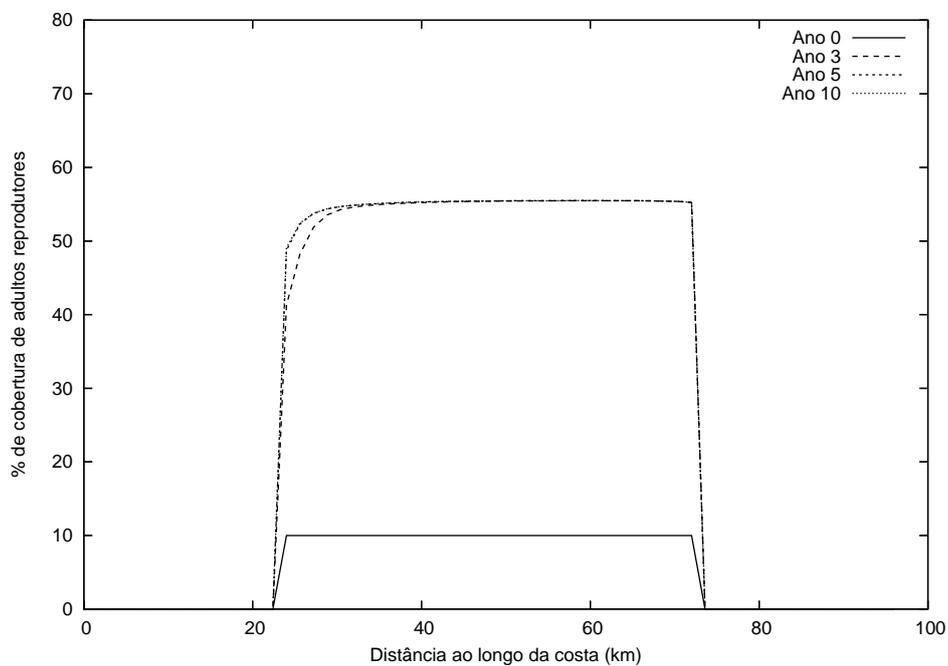


Figura 4.29: Distribuição do % de cobertura de adultos reprodutores ao longo da costa para $EC = 35$ dias e $v_y = 0,25$ cm/s.

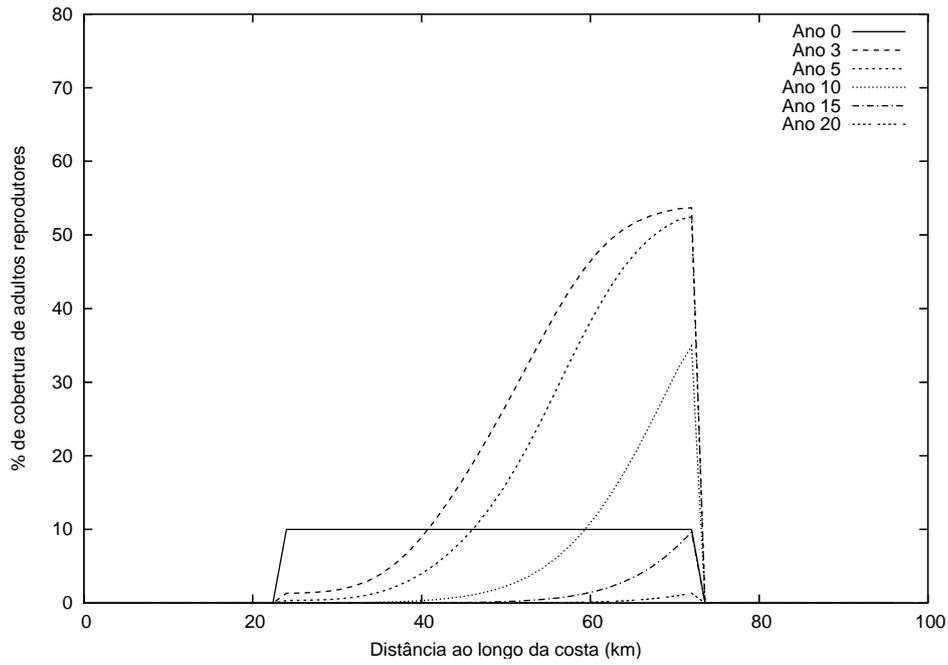


Figura 4.30: Distribuição do % de cobertura de adultos reprodutores ao longo da costa para $EC = 35 \text{ dias}$ e $v_y = 1 \text{ cm/s}$.

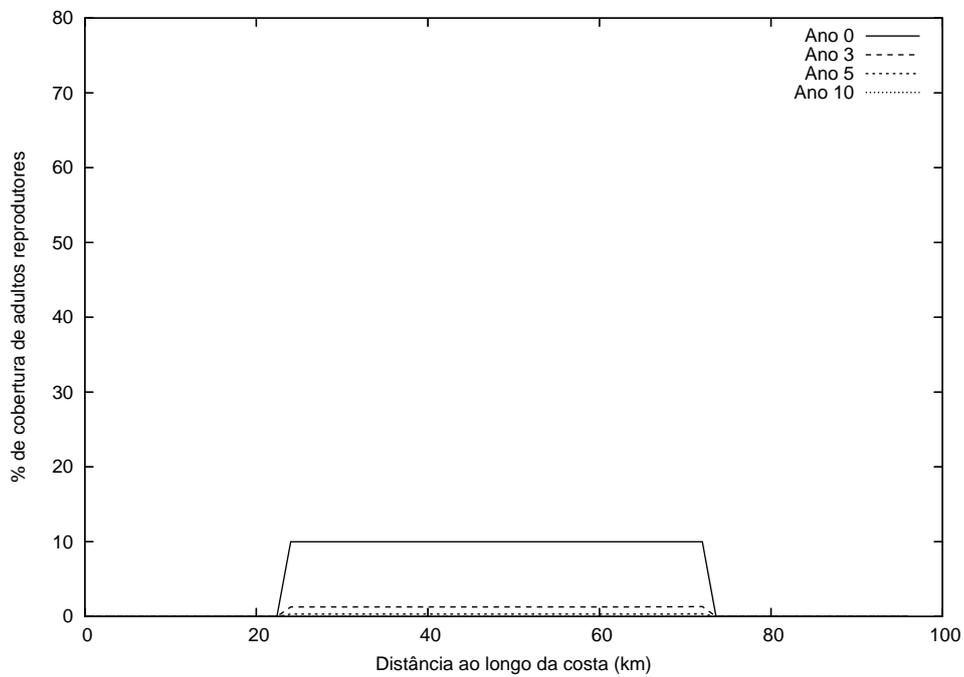


Figura 4.31: Distribuição do % de cobertura de adultos reprodutores ao longo da costa para $EC = 35 \text{ dias}$ e $v_y = 4 \text{ cm/s}$.

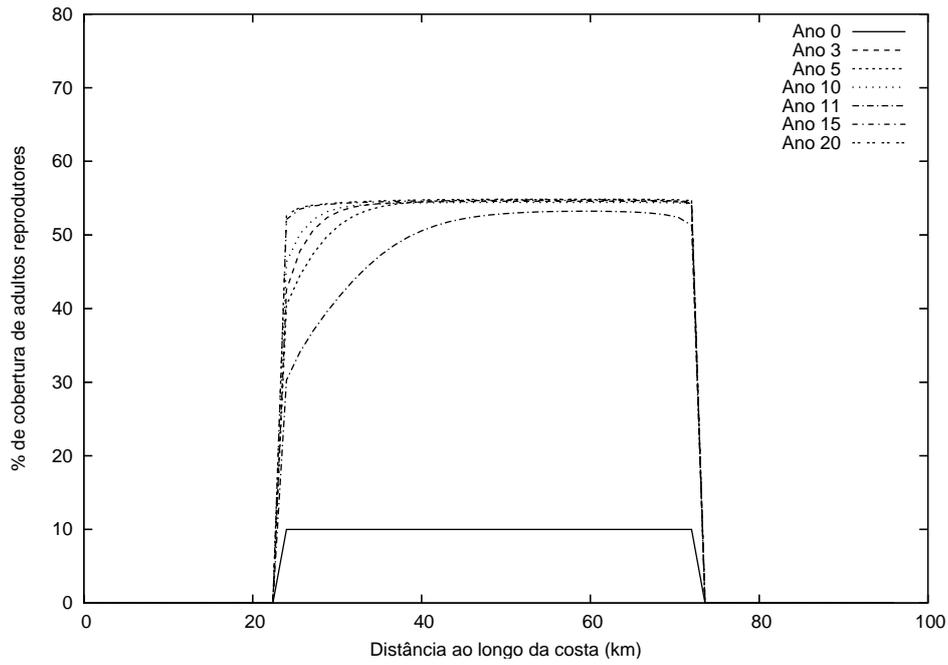


Figura 4.32: Distribuição do % de cobertura de adultos reprodutores ao longo da costa para diferentes períodos de duração dos estágios larvais e $v_y = 0,25\text{cm/s}$.

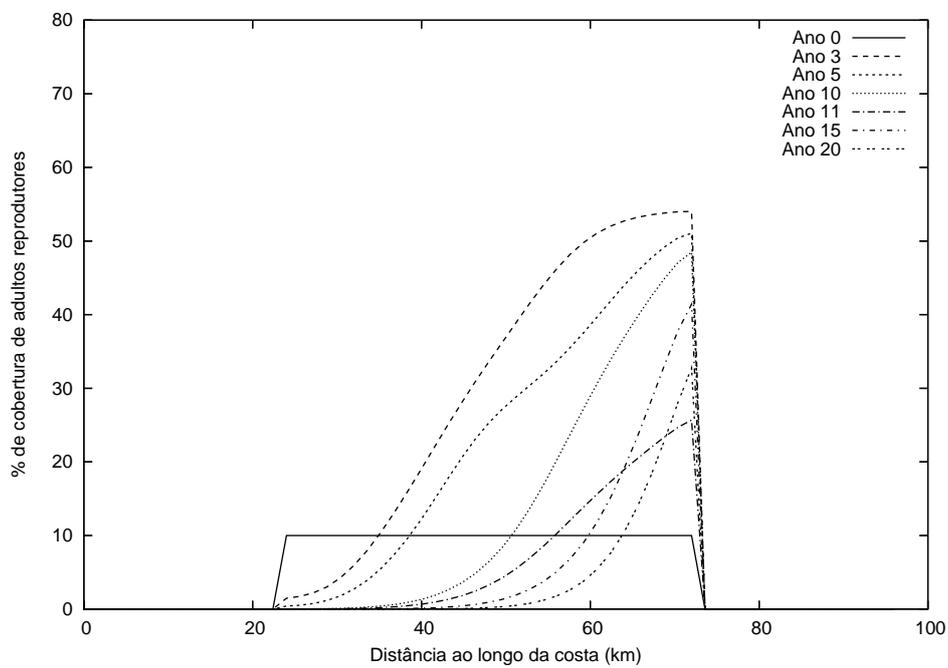


Figura 4.33: Distribuição do % de cobertura de adultos reprodutores ao longo da costa para diferentes períodos de duração dos estágios larvais e $v_y = 1\text{cm/s}$.

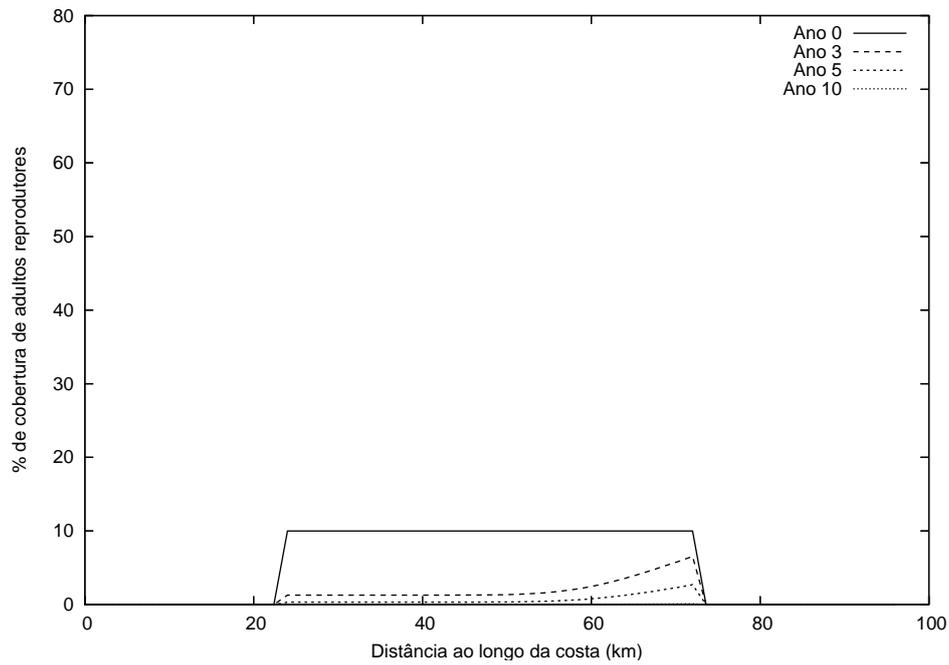


Figura 4.34: Distribuição do % de cobertura de adultos reprodutores ao longo da costa para diferentes períodos de duração dos estágios larvais e $v_y = 4\text{cm/s}$.

4.4 Discussão

Com o objetivo de investigar como os processos abióticos afetam os padrões de distribuição e a abundância das cracas *Balanus glandula* ao longo da linha costeira, além de introduzirmos no modelo com estrutura de estágios em Elementos Finitos dois padrões de circulação oceanográfica costeira, foram introduzidos dois aspectos que não têm sido considerados nos modelos com acoplamento físico-biológico, que são a heterogeneidade do habitat e a variação do período de duração dos estágios larvais de pré-competência e competência (decorrentes da influência da temperatura e da concentração de alimentos nas águas oceânicas).

Os resultados apresentados na seção 4.1 mostram como os padrões das correntes divergente e paralelo a costa juntamente com a magnitude da velocidade de escoamento influenciam a fase larval planctônica das cracas *Balanus glandula* e determinam diferentes padrões de colonização e densidades populacionais da população adulta. Estes resultados concordam com aqueles apresentados em [Gaylord e Gaines, 2000].

Os principais resultados obtidos quando considera-se que a linha costeira é formada por uma sucessão de habitats apropriados e não apropriados aos adultos bentônicos mostram que as populações dos diferentes sítios estão acopladas pelo padrão de circulação oceanográfica. Isto pode ser notado claramente para o escoamento paralelo a costa, o qual permitiu a colonização do habitat norte através do assentamento das larvas produzidas no habitat sul.

O terceiro fator abiótico considerado diz respeito a possibilidade de prever como as mudanças ambientais de temperatura e concentração de alimentos afetam as densidades populacionais das cracas *Balanus glandula*. O tempo de permanência nos estágios de vida planctônicos está relacionado com a escala de dispersão destes organismos. Os resultados apresentados na seção 4.3 mostram que a duração da fase larval pré-competente é determinante no processo de recrutamento.

Tabela 4.1: Duração dos estágios de pré-competência (*EPC*) e de competência (*EC*) para cada ano considerado.

Ano	<i>EPC</i> (dias)	<i>EC</i> (dias)
1	12	35
2	17	31
3	25	20
4	13	50
5	30	19
6	28	19
7	21	21
8	15	25
9	16	25
10	23	20
11	41	19
12	22	23
13	14	34
14	18	32
15	16	30
16	15	30
17	12	35
18	17	30
19	20	21
20	14	34

Capítulo 5

Interações Bióticas

A vida marinha que está concentrada nas vizinhanças do litoral [Odum, 1988], o qual por receber um grande aporte de água doce e de nutrientes provenientes dos sistemas terrestres, apresenta uma grande variabilidade ambiental e biológica. A profundidade relativamente rasa da plataforma continental faz com que a luz penetre em praticamente toda a coluna d'água e que o local sofra grande influência dos ventos, ondas e correntes. Tais fatores ocasionam a mistura da coluna d'água, evitando a estratificação termal, o que garante o intercâmbio de nutrientes entre as camadas mais profundas e a superfície. O movimento gerado por ventos e ondas também ressuspende o material orgânico e os nutrientes depositados no fundo, tornando-os disponíveis para a reciclagem [Gomes, 2006]. Deste modo, os nutrientes presentes na coluna d'água e a grande intensidade luminosa sustentam uma alta produtividade nos ambientes marinhos costeiros [Odum, 1988].

Dentre os ecossistemas presentes na região de entre-marés e habitats da zona costeira, os costões rochosos destacam-se por sua riqueza de espécies de grande importância ecológica, muitas de valor econômico direto (tais como mexilhões, ostras, crustáceos e uma variedade de peixes) exploradas pelo homem [Coutinho, 2007] e outras de valor econômico indireto, uma vez que podem servir como alimentos para muitos peixes explorados para consumo humano [Gomes, 2006].

A grande diversidade de espécies presentes nos costões rochosos faz com que ocorram intensas interações biológicas, mediadas pela limitação de substrato

[Coutinho, 2007]. Estas interações referem-se às influências que os indivíduos de uma mesma espécie podem exercer uns sobre os outros (intraespecífica) e também àquelas que populações de diferentes espécies exercem umas sobre as outras (interespecíficas). A intensidade das interações interespecíficas (tais como, competição e predação) e o percentual de cobertura das populações de adultos nos substratos rochosos da zona entre-marés exibem, em escala regional, uma variabilidade considerável que pode ser atribuída aos efeitos da variação da taxa de recrutamento [Connolly e Roughgarden, 1999; Hunt e Scheibling, 1997]. Portanto, a estrutura das comunidades bentônicas destes substratos rochosos é afetada pelas condições ambientais pelágicas, pois estas condições (em particular, os processos oceanográficos que transportam as larvas e podem influenciar o suprimento larval) determinam a probabilidade de sucesso do recrutamento larval no habitat adulto. Assim, para prever a relativa importância dos processos de pré- e pós-assentamento em um sítio são necessárias informações sobre as causas das diferenças no suprimento larval e o efeito destas diferenças nos processos de pós-assentamento [Connolly e Roughgarden, 1999].

Neste capítulo, será investigada a relação entre os processos de transporte de larvas e as interações bióticas (competição intra- e interespecífica, predação e mortalidade dependente da densidade) na variação espaço-temporal da abundância e distribuição das populações das cracas *Balanus glandula* e *Chthamalus* spp. e da população da estrela do mar *Pisaster ochraceus* encontradas ao longo do litoral do Oregon e da Califórnia, EUA.

5.1 Competição Intraespecífica

Embora a maioria dos estudos de campo de invertebrados sésseis (quase todos com cracas), realizados em grande escala, verifique que a mortalidade dos indivíduos que acontece após o assentamento não modifica o padrão inicial de recrutamento [Hunt e Scheibling, 1997], outros estudos indicam que esta mortalidade pode afetar a abundância e a distribuição das espécies marinhas bentônicas e des-

fazer o padrão de assentamento inicial [Eggleston e Armstrong, 1995]. Por exemplo, Minchinton e Scheibling [1991] mostraram que a variação na densidade das cracas *Semibalanus balanoides* na costa da Nova Scotia, Canadá, justificava-se pela densidade total de larvas que ali chegavam, exceto nos locais onde a mortalidade pós-assentamento devido à predação era alta. Delany et al. [2003], examinando o recrutamento das espécies de cracas *Chthamalus stellatus* e *Chthamalus montagui* na costa sudoeste da Irlanda, verificaram que a mortalidade pós-assentamento, resultante da competição interespecífica e de fatores abióticos, era o principal fator que determinava os padrões de distribuição e abundância destas espécies. No trabalho apresentado nesta seção, vamos investigar a relação entre o processo de assentamento e a mortalidade causada por uma outra interação biótica no habitat rochoso, a competição intraespecífica por espaço. Em tal interação, verifica-se uma relação muito estreita entre a densidade da população e a intensidade da competição¹ [Begon et al., 1996] que pode ser expressa através do modelo de Beverton-Holt. Este modelo assume que a taxa de mortalidade per capita é uma função linear da densidade da população [Wilson e Osenberg, 2002], desta forma

$$\beta = \mu + \alpha B(y, t), \quad (5.1)$$

onde μ é a taxa de mortalidade (independente da densidade) per capita das cracas adultas definida no capítulo 2, α é a componente da mortalidade resultante da

¹ *Os indivíduos de uma mesma espécie têm necessidades similares tanto para sobreviver e crescer, quanto para reproduzir. Entretanto, a demanda de recursos para estes fins pode exceder os níveis sustentáveis pelo meio ambiente. Assim, os indivíduos passam a competir pelos recursos que lhes são necessários e nem sempre os resultados desta competição são simétricos para os indivíduos envolvidos [Begon et al., 1996]. Dos diversos efeitos possíveis causados pela competição por espaço entre as cracas *Balanus balanoides* devido a grande densidade destes organismos no substrato rochoso, Connell [1961] destacou três: (1) mudança na forma de crescimento; (2) impedimento da atividade dos cirros e (3) mortalidade. O primeiro deles deve-se não só à alteração da taxa de crescimento, mas também à mudança do seu formato causado pela escassez de espaço. Nesta situação, impossibilitadas de se expandirem lateralmente, as cracas desenvolvem-se para cima ficando presas ao substrato por uma área basal relativamente pequena. Assim, são freqüentemente arrancadas das rochas por ação das ondas mais fortes. O segundo efeito decorre do crescimento das cracas jovens que assentaram na parte superior da carapaça das cracas mais velhas, resultando na obstrução parcial de seus opérculos, o que impede a protrusão dos cirros para alimentação e geralmente causa sua morte. O terceiro (a mortalidade) surge como uma consequência direta da aglomeração, quando alguns indivíduos sofrem esmagamento lateral ou são completamente cobertos, outros são sobrepujados e erguidos (ficando inclinados) pelo crescimento dos seus vizinhos, de modo que freqüentemente secam devido à exposição da membrana basal.*

competição intraespecífica (ou seja, é a intensidade da dependência da densidade que, freqüentemente, é homogênea no espaço e no tempo [Wilson e Osenberg, 2002]) e $B(y, t)$ é a densidade de cracas adultas na costa na posição espacial y e no tempo t .

Com estas considerações a equação que modela a dinâmica das cracas adultas (2.2) é reescrita como

$$\frac{dB(y, t)}{dt} = cL(0, y, t)(A(y) - aB(y, t)) - (\mu + \alpha B(y, t))B(y, t). \quad (5.2)$$

A distribuição de adultos na costa em cada passo de tempo é obtida utilizando o método de diferenças finitas de Euler implícito na derivada temporal da equação anterior, como no capítulo 2, resultando em

$$B_n(y) = \frac{B_{n-1}(y) + \Delta t c A L_n(0, y)}{[\Delta t c a L_n(0, y) + \Delta t \mu + \Delta t \alpha B_n(y) + 1]}. \quad (5.3)$$

Analogamente ao apresentado no capítulo 2, a solução de (5.3) depende de conhecer a densidade de larvas na costa $L_n(0, y)$ e a densidade de adultos B_n no tempo considerado (t_n). A resolução do sistema de equações não lineares definido pelas equações (2.11) e (5.3) é obtida através do seguinte algoritmo de predição-correção:

1. $B_0; L_0; t_0; T_{final}$ e nt	# dados iniciais
$\Delta t = T/nt; t = t_0$	
2. $n = 1, nt$	# integração no tempo
$t = t + \Delta t$	
$B_n^0 = B_{n-1}; L_n^0(0, y) = L_{n-1}(0, y)$	# fase preditora
3. $j = 1, n_c$	# fase corretora
determine B_n^j usando B_{n-1}^{j-1} e L_n^{j-1}	pela eq. (5.3)
determine L_n^j usando L_{n-1}^j e B_n^j	pela eq. (2.11)
IF $ B_n^j(y) - B_n^{j-1}(y) < tol$	GOTO 4
4. $B_n = B_n^j; L_n = L_n^j$	

Algoritmo Preditor-corretor - Modelo de Competição Intraespecífica.

Neste algoritmo, as mesmas definições para o número total de passos no tempo (nt) e a tolerância do processo iterativo (tol) são adotadas, sendo semelhante ao algoritmo de predição-correção apresentado no Capítulo 2. Diferencia-se pelo fato de que a equação da densidade dos adultos (5.3) é também não linear. Assim, mantido o procedimento para o cálculo da densidade de larvas, o valor de B_n do lado direito da equação (5.3) é atrasado e atualizado na fase corretora. Este processo de correção é realizado até que a convergência entre duas soluções consecutivas seja alcançada ($|B_{i;n}^j(y) - B_{i;n}^{j-1}(y)| < tol$). Quando isto ocorre, as soluções aproximadas para o tempo atual são atualizadas e o algoritmo progride para o próximo passo de tempo.

5.1.1 Resultados Numéricos

Para a realização dos experimentos numéricos apresentados nesta e nas demais seções deste capítulo, considera-se que o substrato rochoso apropriado para o assentamento das cracas está concentrado ao longo da região central da linha costeira, ocupando 50% da costa. Inicialmente, sobre este substrato encontram-se, homogeneamente distribuídos, 100 000 adultos reprodutores/100m de linha costeira da espécie *Balanus glandula* (representando 10% de cobertura) e no oceano nenhuma larva está presente. Além disso, utiliza-se $\Delta t = 8h$, $tol = 1 \times 10^{-3}$ e uma

malha retangular uniforme com 30x60 elementos. Especificamente para a resolução do problema proposto nesta seção, considera-se que a componente da mortalidade resultante da competição intraespecífica é constante ao longo do período considerado ($\alpha = 2,2 \times 10^{-9} s^{-1}$) e o campo de escoamento idealizado é paralelo à costa. Como o efeito da competição em cada indivíduo é maior quanto maior for a densidade de cracas adultas (isto é, a densidade de competidores) no substrato rochoso, supõe-se que a mortalidade dependente da densidade atua durante o período de competência, no qual a população de cracas adultas cresce muito em decorrência do processo de assentamento.

Com estas considerações resolve-se, agora, o problema da dinâmica populacional com competição intraespecífica utilizando a metodologia descrita anteriormente. As figuras 5.1, 5.2 e 5.3 mostram a distribuição de adultos no substrato rochoso para as velocidades de escoamento iguais a $0,25 cm/s$, $1 cm/s$ e $4 cm/s$, respectivamente. Para a velocidade de $0,25 cm/s$, a população de cracas adultas reprodutoras decresce da condição inicial para um estado de equilíbrio alcançado em torno de 10 anos (figura 5.1). Para a velocidade de $1 cm/s$, nota-se que a densidade da população também decresce rapidamente porém, devido à magnitude do processo de transporte, alcança a extinção depois de 10 anos. Com o aumento da velocidade para $4 cm/s$, o efeito da mortalidade dependente da densidade associado ao rápido transporte das larvas para longe do habitat causa a extinção das cracas *Balanus glandula* em 5 anos. Em todos os presentes casos, verifica-se o forte efeito da competição intraespecífica sobre a população de adultos, quando compara-se estes resultados com aqueles obtidos quando esta competição não está presente (figuras 4.2-4.7).

A inclusão do modelo de Beverton-Holt na equação que descreve a dinâmica espacialmente-limitada das cracas adultas (2.2) é realizada na tentativa de tornar o problema populacional com estrutura de estágios em duas dimensões mais realista, uma vez que existe uma tendência das populações diminuírem quando estão acima da capacidade de sustentação do meio [Begon et al., 1996].

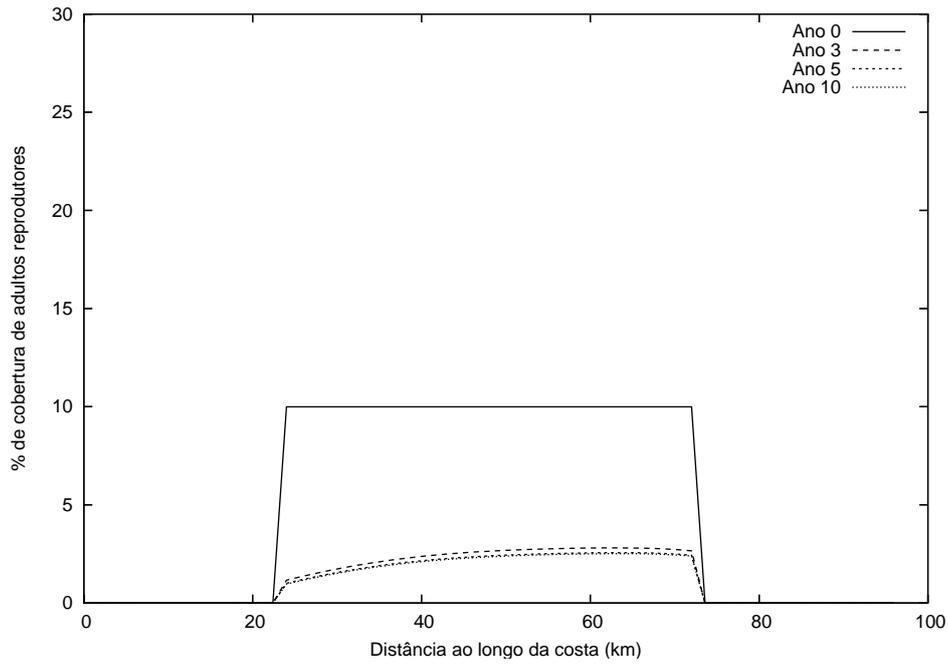


Figura 5.1: Distribuição de adultos reprodutores ao longo da costa resultante do escoamento paralelo com $v_y = 0,25 \text{ cm/s}$.

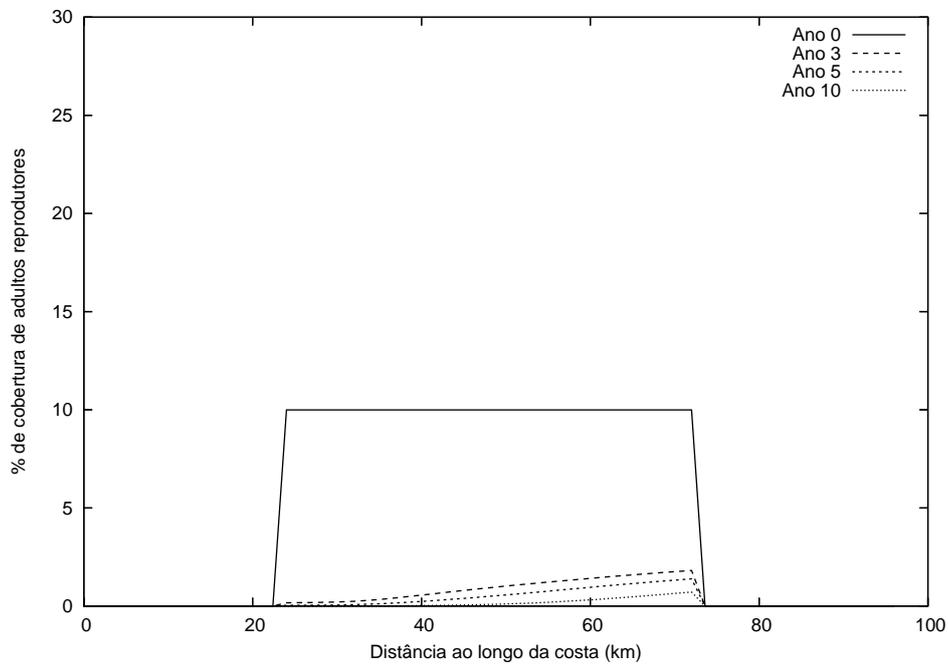


Figura 5.2: Distribuição de adultos reprodutores ao longo da costa resultante do escoamento paralelo com $v_y = 1 \text{ cm/s}$.

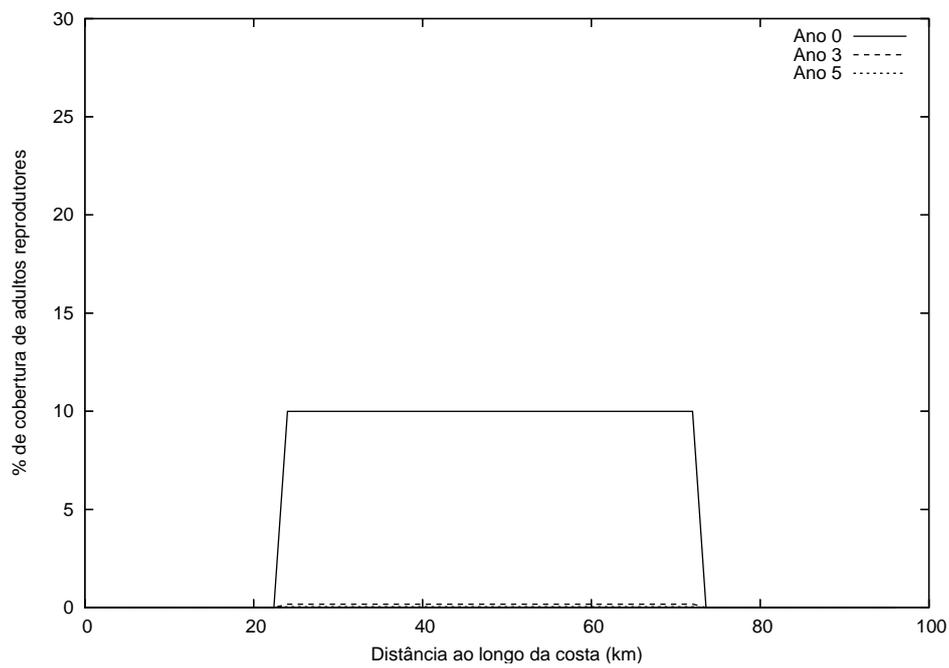


Figura 5.3: Distribuição de adultos reprodutores ao longo da costa resultante do escoamento paralelo com $v_y = 4\text{cm/s}$.

Embora estudos de campo direcionados às cracas mostrem o efeito da mortalidade pós-assentamento devido à competição intraespecífica apenas em condição de aglomeração extrema (com indivíduos amontoados) [Connell, 1961; Gaines e Roughgarden, 1985], o modelo apresentado nesta seção introduz uma situação possível de acontecer quando o recurso limitado não for apenas o espaço. Vale mencionar que observa-se uma situação bastante diferente para o problema em que a mortalidade das larvas é descrita pelo modelo de Beverton-Holt e a mortalidade das cracas adultas é independente da densidade, pois a grande capacidade do oceano em abrigar todas as larvas produzidas faz com que o efeito da mortalidade dependente da densidade só comece a afetar a população de adultos quando seu valor é superior a 20% de λ .

5.2 Competição Interespecífica

A competição interespecífica entre duas espécies ocorre quando os indivíduos de uma espécie sofrem uma redução de fecundidade, sobrevivência ou crescimento como um resultado da exploração de recursos (necessários para as duas populações) ou da interferência por indivíduos da outra espécie. Embora elementos das competições interespecíficas por exploração e por interferência possam estar presentes em uma única destas interações, uma distinção básica pode ser feita entre cada uma delas. No primeiro caso, os indivíduos de espécies diferentes interagem de forma indireta ao fazer uso comum de um determinado recurso limitado. No segundo, os indivíduos interagem de forma direta, interferindo fisicamente uns sobre os outros [Begon et al., 1996].

Nesta seção, vamos investigar o processo de competição por espaço no habitat bentônico entre duas espécies de cracas que possuem uma fase larval pelágica, comumente encontradas no substrato rochoso da zona entre-marés da costa oeste dos EUA, denominadas *Balanus glandula* e *Chthamalus* spp.². A competição entre estas espécies é altamente assimétrica: estudos de campo nesta região [Con-

² A espécie *Chthamalus* inclui as cracas *Chthamalus dalli* e *Chthamalus fissus*, pois elas são indistinguíveis quando observadas em campo [Connolly e Roughgarden, 1999].

nolly e Roughgarden, 1999] mostram que enquanto as cracas *Balanus glandula* (espécie dominante) podem sobrepujar as cracas *Chthamalus* spp. (espécie subordinada) da zona onde as condições favorecem a sua sobrevivência, o efeito das cracas *Chthamalus* spp. sobre as *Balanus glandula* é desprezível.

O modelo utilizado nas nossas investigações é uma extensão daquele em uma dimensão e sem estrutura de estágios apresentado por Connolly e Roughgarden [1999] para examinar a possibilidade de que a variação na velocidade do padrão de escoamento perpendicular à costa resultante do evento de ressurgência costeira combinada com a competição por espaço possa alterar as abundâncias relativas das espécies dominante e subordinada ao longo de uma grande escala latitudinal. Aqui, foi construído um modelo em duas dimensões utilizando uma abordagem mais realista do ciclo de vida das cracas para as duas espécies competidoras, conforme a representação estágio-estruturada (modelagem com estrutura de estágios) apresentada no capítulo 2. Este modelo permite caracterizar o efeito do transporte de larvas decorrente de outros padrões de corrente marinha combinado com a competição por espaço no habitat bentônico sobre a dinâmica populacional das duas espécies.

Além das hipóteses representadas na figura 2.1 do capítulo 2, o modelo de competição hierárquica por espaço considera que a espécie dominante pode assentar sobre a subordinada e tomar o seu lugar, e que a espécie subordinada pode assentar apenas no espaço desocupado [Connolly e Roughgarden, 1999]. Isto implica que o recrutamento das cracas *Balanus glandula* tem um efeito negativo sobre a população das cracas *Chthamalus* spp., uma vez que provoca o aumento da mortalidade dos indivíduos da espécie subordinada e o decréscimo da quantidade do substrato disponível para o assentamento. As equações que modelam a dinâmica destas espécies consideram que as espécies dominante e subordinada são representadas pelos subscritos $i = 1, 2$, respectivamente. Assim, a quantidade de espaço

livre disponível para o assentamento no substrato rochoso é descrita por

$$F(y, t) = A(y) - a_1 B_1(y, t) - a_2 B_2(y, t), \quad (5.4)$$

onde $A(y)$ é a área total disponível para o assentamento; $a_1 B_1(y, t)$ e $a_2 B_2(y, t)$ quantificam, respectivamente, as áreas ocupadas pela população de adultos dominantes e subordinados; a_i é a área basal média de um adulto da população i e $B_i(y, t)$ representa o número de adultos da espécie i no tempo t e na posição y .

Usando estas hipóteses, as taxas de variação do número de cracas adultas dominantes e subordinadas na costa em relação ao tempo são, respectivamente, expressas por

$$\frac{dB_1(y, t)}{dt} = c_1 L_1(0, y, t) [F(y, t) + a_2 B_2(y, t)] - \mu_1 B_1(y, t), \quad (5.5)$$

$$\frac{dB_2(y, t)}{dt} = c_2 L_2(0, y, t) F(y, t) - c_1 L_1(0, y, t) a_2 B_2(y, t) - \mu_2 B_2(y, t). \quad (5.6)$$

Como condição inicial, assume-se que as populações de adultos na costa são conhecidas no tempo inicial ($B_i(y, t = 0) \equiv B_{i;0}(y)$).

De maneira análoga àquela apresentada no capítulo 2, a dinâmica das larvas é modelada pela equação transiente de advecção-difusão-reação da forma

$$\begin{aligned} \frac{\partial L_i(x, y, t)}{\partial t} + v_x(x, y, t) \frac{\partial L_i(x, y, t)}{\partial x} + v_y(x, y, t) \frac{\partial L_i(x, y, t)}{\partial y} = \\ = k \left(\frac{\partial^2 L_i(x, y, t)}{\partial x^2} + \frac{\partial^2 L_i(x, y, t)}{\partial y^2} \right) - \lambda_i L_i(x, y, t), \quad (5.7) \\ x \in (0, x_f), \quad y \in (0, y_f), \quad t > 0, \end{aligned}$$

onde x_f representa a zona de convergência na qual as larvas se acumulam [Alexander e Roughgarden, 1996]. Além disto, como a dispersão das larvas das duas espécies, devido à turbulência, dependem de processos de mesma escala, $k_1 = k_2 = k$.

Assume-se que as distribuições iniciais de larvas são $L_i(x, y, t = 0) = L_{i;0}(x, y)$ e que o fluxo de larvas junto à costa ($x = 0$) é dado pela diferença entre o fluxo

devido a produção de larvas $m_i B_i(y, t)$ e o fluxo devido ao assentamento de larvas. Para a espécie subordinada, este fluxo é expresso por $c_2 L_2(0, y, t) F(y, t)$, pois as larvas assentam somente no espaço livre. Para a espécie dominante, o fluxo devido ao assentamento é dado por $c_1 L_1(x = 0, y, t) [F(y, t) + a_2 B_2(y, t)]$, pois as larvas das cracas *Balanus glandula* podem assentar também sobre o espaço ocupado pelos adultos subordinados. Sendo assim, as condições de contorno para os problemas dos competidores dominante e subordinado são, respectivamente,

$$\begin{aligned} & \left(v_x(x, y, t) L_1(x, y, t) - k \frac{\partial L_1(x, y, t)}{\partial x} \right) \Big|_{x=0} = \\ & = m_1 B_1(y, t) - c_1 L_1(x = 0, y, t) [F(y, t) + a_2 B_2(y, t)]; \end{aligned} \quad (5.8)$$

$$\begin{aligned} & \left(v_x(x, y, t) L_2(x, y, t) - k \frac{\partial L_2(x, y, t)}{\partial x} \right) \Big|_{x=0} = \\ & = m_2 B_2(y, t) - c_2 L_2(x = 0, y, t) F(y, t). \end{aligned} \quad (5.9)$$

Na fronteira $x = x_f$, o fluxo total das larvas de ambas as espécies é expresso por

$$\left(v_x(x, y, t) L_i(x, y, t) - k \frac{\partial L_i(x, y, t)}{\partial x} \right) \Big|_{x=x_f} = 0. \quad (5.10)$$

Para as demais fronteiras ($y = 0$ e $y = y_f$), considera-se que o fluxo difusivo de larvas é nulo, resultando em

$$-k \frac{\partial L_i(x, y, t)}{\partial y} \Big|_{y=0} = 0 \quad \text{e} \quad -k \frac{\partial L_i(x, y, t)}{\partial y} \Big|_{y=y_f} = 0. \quad (5.11)$$

Vale a pena lembrar que as equações (5.5), (5.6) e (5.7) são acopladas pelas condições de contorno na costa (5.8, 5.9).

Os parâmetros biológicos utilizados nos problemas dos competidores dominante e subordinado estão descritos, respectivamente, nas tabelas 2.2 e 5.1 [Connolly e Roughgarden, 1999; Gaylord e Gaines, 2000]. Para a espécie subordinada, a taxa de produção de larvas, m_2 , foi calculada com base no valor da taxa de

produção larval das cracas *Balanus glandula* apresentado em [Gaylord e Gaines, 2000]. Adotou-se para os períodos de competência e pré-competência das larvas subordinadas os mesmos valores das larvas dominantes.

Tabela 5.1: Parâmetros biológicos das cracas *Chthamalus* spp..

Parâmetros	Nomenclatura	Valor e Unidade
Área basal média	a_2	$5 \times 10^{-5} m^2$
Taxa de mortalidade de larvas	λ_2	$5,6 \times 10^{-7} s^{-1}$
Taxa de mortalidade de adultos	μ_2	$2,2 \times 10^{-8} s^{-1}$
Taxa de produção de larvas	$m_2(t)$	0 ou $2,22 \times 10^{-2} s^{-1}$
Coefficiente de assentamento larval	$c_2(t)$	0 ou $5 \times 10^{-5} s^{-1}$

Para resolver numericamente os problemas das espécies dominante e subordinada definidos, respectivamente, pelas equações (5.7-5.8, 5.10-5.11) e (5.7, 5.9-5.11) utilizamos o Método dos Elementos Finitos. Esta metodologia é mostrada com detalhes no capítulo 2 para o modelo de uma única espécie. Aqui apresenta-se apenas a complementação relativa ao modelo de competição hierárquica por espaço. A construção dos problemas discretos do transporte das larvas dominantes e subordinadas é baseada no Método de Galerkin usando funções de interpolação bilineares por partes no espaço e o Método de Euler implícito para discretizar a derivada temporal. Desta forma, definindo $S = H^1(\Omega)$, o espaço de Sobolev de ordem 1, e $S^h \subset S$, as formulações variacionais discretas associadas aos problemas (5.7-5.8, 5.10-5.11) e (5.7, 5.9-5.11) podem ser escritas respectivamente como: encontrar $L_{i;n}^h \in S^h$, $n = 1, \dots, N$, tal que

$$\begin{aligned} & \int_{\Omega} L_{1;n}^h \phi^h d\Omega - \Delta t \int_{\Omega} v_x L_{1;n}^h \frac{\partial \phi^h}{\partial x} d\Omega + \Delta t \int_{\Omega} v_y L_{1;n}^h \frac{\partial \phi^h}{\partial y} d\Omega \\ & + k \Delta t \left(\int_{\Omega} \frac{\partial L_{1;n}^h}{\partial x} \frac{\partial \phi^h}{\partial x} d\Omega + \int_{\Omega} \frac{\partial L_{1;n}^h}{\partial y} \frac{\partial \phi^h}{\partial y} d\Omega \right) + \lambda_1 \Delta t \int_{\Omega} L_{1;n}^h \phi^h d\Omega \\ & - \Delta t \int_0^{y_f} [(m_1 B_{1;n} - c_1 L_{1;n}^h (A - a_1 B_{1;n})) \phi^h]_{|x=0} dy \end{aligned}$$

$$= \int_{\Omega} L_{1;n-1}^h \phi^h d\Omega ; \quad (5.12)$$

$$\begin{aligned} & \int_{\Omega} L_{2;n}^h \phi^h d\Omega - \Delta t \int_{\Omega} v_x L_{2;n}^h \frac{\partial \phi^h}{\partial x} d\Omega + \Delta t \int_{\Omega} v_y L_{2;n}^h \frac{\partial \phi^h}{\partial y} d\Omega \\ & + k \Delta t \left(\int_{\Omega} \frac{\partial L_{2;n}^h}{\partial x} \frac{\partial \phi^h}{\partial x} d\Omega + \int_{\Omega} \frac{\partial L_{2;n}^h}{\partial y} \frac{\partial \phi^h}{\partial y} d\Omega \right) + \lambda_2 \Delta t \int_{\Omega} L_{2;n}^h \phi^h d\Omega \\ & - \Delta t \int_0^{y_f} [(m_2 B_{2;n} - c_2 L_{2;n}^h (A - a_2 B_{2;n} - a_1 B_{1;n})) \phi^h]_{|x=0} dy \\ & = \int_{\Omega} L_{2;n-1}^h \phi^h d\Omega . \end{aligned} \quad (5.13)$$

As distribuições dos adultos dominantes e subordinados na costa são obtidas usando o Método de Euler Implícito nas equações (5.5) e (5.6), resultando em

$$B_{1;n}(y) = \frac{B_{1;n-1}(y) + \Delta t c_1 A L_{1;n}^h(0, y)}{[\Delta t c_1 a_1 L_{1;n}(0, y) + \Delta t \mu_1 + 1]} ; \quad (5.14)$$

$$B_{2;n}(y) = \frac{B_{2;n-1}(y) + \Delta t c_2 L_{2;n}^h(0, y) [A - a_1 B_{1;n}(y)]}{[\Delta t c_2 a_2 L_{2;n}^h(0, y) + \Delta t c_1 a_1 L_{1;n}^h(0, y) + \Delta t \mu_2 + 1]} . \quad (5.15)$$

Conforme apresentado no capítulo 2, as soluções de (5.14) e (5.15) dependem do conhecimento de $L_{i;n}^h(0, y)$, $i = 1, 2$. Para resolver os sistemas de equações não lineares (5.12-5.15) é usado o algoritmo de predição-correção apresentado a seguir. Este algoritmo, analogamente ao apresentado no capítulo 2, também envolve 2 fases a serem executadas em cada passo de integração no tempo n , $n = 1, \dots, nt$, onde nt é o número total de passos de tempo. Para os dois problemas, o processo iterativo começa assumindo-se os valores iniciais $B_{i;n}(y)$ e $L_{i;n}(x, y)$ assumidos em cada nó da malha (x, y) , denotados por $B_{i;n}^0$ e $L_{i;n}^0$, onde o índice superior indica o número do passo iterativo. Estes valores são inseridos nas equações (5.14) ou (5.15). A seguir, os valores corrigidos $B_{i;n}^j(y)$ são inseridos nas equações (5.12) e (5.13), e

os valores $B_{i;n}^j(y)$ e $L_{i;n}^j(x, y)$ são usados como as novas predições no passo iterativo seguinte ($j + 1$). O processo iterativo é repetido até n_c vezes, onde n_c representa o número máximo de iterações da etapa corretora. A convergência em cada passo de tempo é alcançada quando a diferença entre duas soluções subseqüentes satisfaz $|B_{i;n}^j(y) - B_{i;n}^{j-1}(y)| < tol$, onde tol é a tolerância prescrita *a priori* [Rio Doce et al., 2005a,b,c].

1. $B_{i;0}; L_{i;0}; t_0; T_{final}$ e nt	# dados iniciais
$\Delta t = T/nt; t = t_0$	
2. $n = 1, nt$	# integração no tempo
$t = t + \Delta t$	
$B_{i;n}^0 = B_{i;n-1}; L_{i;n}^0(0, y) = L_{i;n-1}(0, y)$	# fase preditora
3. $j = 1, n_c$	# fase corretora
determine $B_{1;n}^j$ usando $B_{1;n-1}$ e $L_{1;n}^{j-1}$	pela eq. (5.14)
determine $B_{2;n}^j$ usando $B_{1;n}^j, B_{2;n-1}$ e $L_{i;n}^{j-1}$	pela eq. (5.15)
determine $L_{i;n}^j$ usando $L_{i;n-1}$ e $B_{i;n}^j$	pelas eqs. (5.12, 5.13)
IF $ B_{i;n}^j(y) - B_{i;n}^{j-1}(y) < tol$ GOTO 4	
4. $B_{2;n} = B_{2;n}^j; L_{2;n} = L_{2;n}^j$	

Algoritmo Preditor-corretor - Modelo de Competição Interestrespecífica.

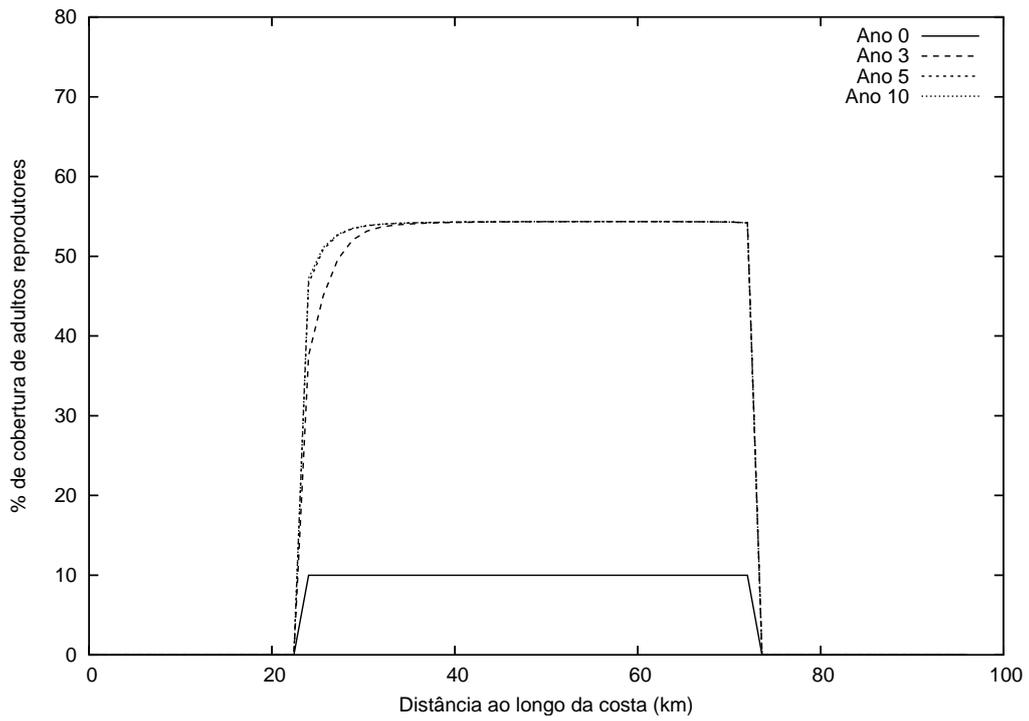
5.2.1 Resultados Numéricos

Em todas as simulações numéricas apresentadas neste capítulo considera-se que inicialmente nenhuma larva está presente no oceano e que para cada espécie têm-se 100 000 adultos reprodutores/100m de linha costeira distribuídos homogeneamente ao longo do substrato rochoso, representando, respectivamente, 10% de cobertura de adultos dominantes e 5% de adultos subordinados. Também consideramos que o habitat rochoso, apropriado para o assentamento das cracas, está concentrado ao longo da região central da linha costeira (figura 2.1). Além disso, o coeficiente de difusão turbulenta é assumido constante ($k = 10m^2/s$), pré-estabelecemos $tol = 1 \times 10^{-3}$, utilizamos uma malha retangular uniforme com

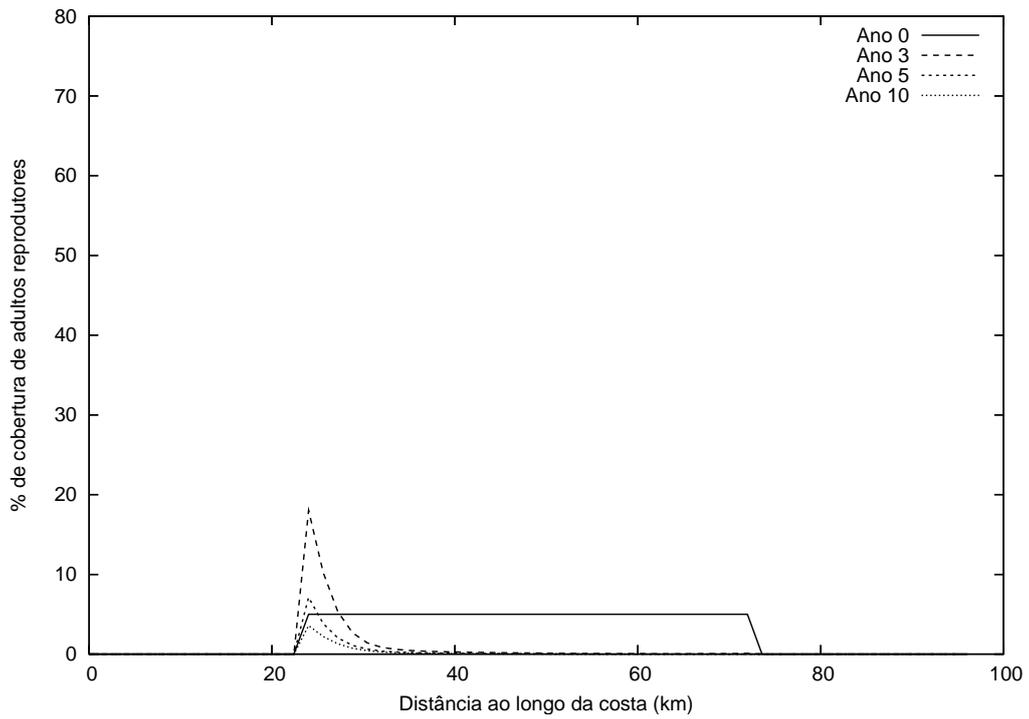
30x60 elementos e passo no tempo $\Delta t = 8h$. No primeiro conjunto de experimentos numéricos, o efeito da influência do escoamento paralelo à costa combinado com a competição por espaço no substrato rochoso sobre a dinâmica populacional das espécies dominante e subordinada é investigado. O papel da velocidade do escoamento também é investigado, avaliando-se a dinâmica para três níveis de velocidade (0.25cm/s , 1cm/s e 4cm/s) para cada padrão de escoamento.

As figuras 5.4, 5.5 e 5.6 ilustram as distribuições de adultos reprodutores dominantes e subordinados no habitat bentônico resultante do escoamento uniforme paralelo à costa. Para a velocidade de escoamento de 0.25cm/s , a figura 5.4(a) mostra que a população de adultos dominantes parte da condição inicial e atinge rapidamente um nível de equilíbrio de aproximadamente 55% de cobertura. Este é basicamente o mesmo percentual de equilíbrio atingido quando não há competição (ver figura 4.2). Por outro lado, a dinâmica da espécie subordinada evolui de forma bastante diferente (figura 5.4(b)). A população de adultos declina da condição inicial (5% de cobertura) para a extinção, exceto na parte sul do substrato rochoso onde a densidade de adultos dominantes é ligeiramente menor, principalmente até o ano 3. Nesta região, a densidade de adultos subordinados inicialmente cresce até o ano 3, declinando nos períodos subsequentes até a extinção. No resto do habitat, a espécie dominante inibe completamente o assentamento da espécie subordinada.

Quando a velocidade de escoamento aumenta para 1cm/s , a população de adultos dominantes se desloca para jusante e posteriormente declina até a extinção (figura 5.5(a)). Novamente reproduz-se o mesmo padrão de distribuição referente ao processo sem competição, conforme ilustrado na figura 4.4. A população subordinada se beneficia do decaimento dos dominantes e cresce enquanto a sua distribuição também se desloca para a região norte do habitat (figura 5.5(a)) por causa do padrão da corrente. Para a velocidade de 4cm/s , o efeito da rapidez da corrente oceânica sobre o processo de recrutamento é tão negativo que as populações das espécies dominante e subordinada declinam bruscamente da condição

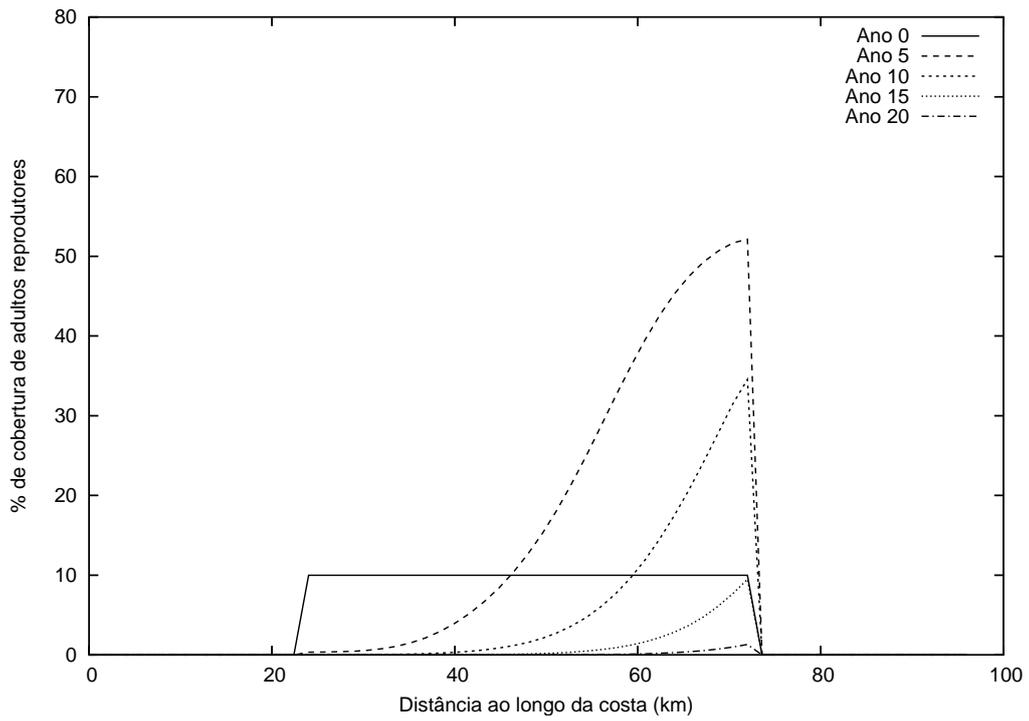


(a) Espécie dominante

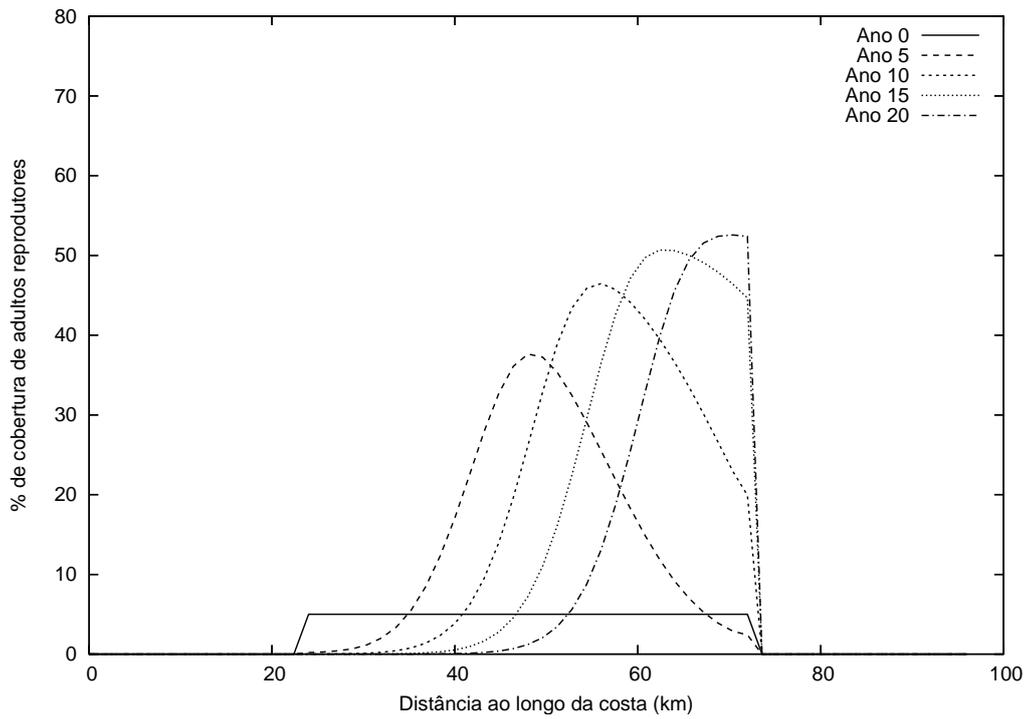


(b) Espécie subordinada

Figura 5.4: Distribuição de adultos reprodutores ao longo do substrato rochoso resultante do escoamento paralelo com $v_y = 0,25\text{cm/s}$.



(a) Espécie dominante



(b) Espécie subordinada

Figura 5.5: Distribuição de adultos reprodutores ao longo do substrato rochoso resultante do escoamento paralelo com $v_y = 1\text{cm/s}$.

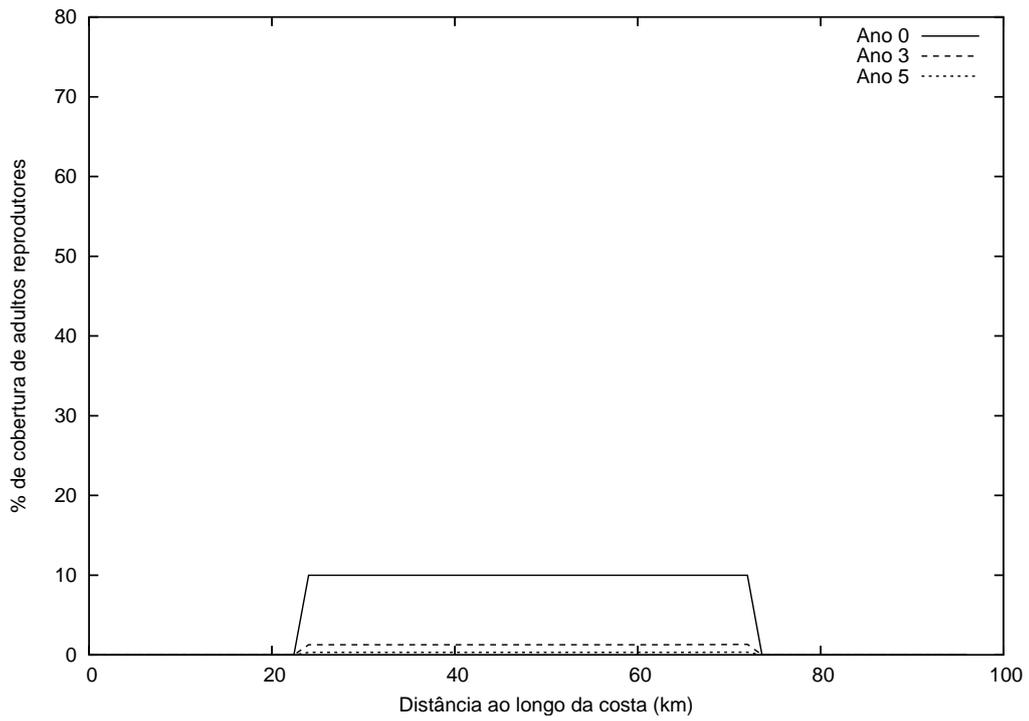
inicial para a extinção (figura 5.6).

O próximo conjunto de experimentos numéricos mostra o efeito da influência do escoamento perpendicular à costa (figura 5.7) combinado com a competição por espaço no substrato rochoso sobre a dinâmica populacional das espécies dominante e subordinada (figuras 5.8, 5.9 e 5.10). Este padrão de escoamento simula a situação apresentada em [Connolly e Roughgarden, 1998], na qual a frente de ressurgência está a uma distância fixa da costa.

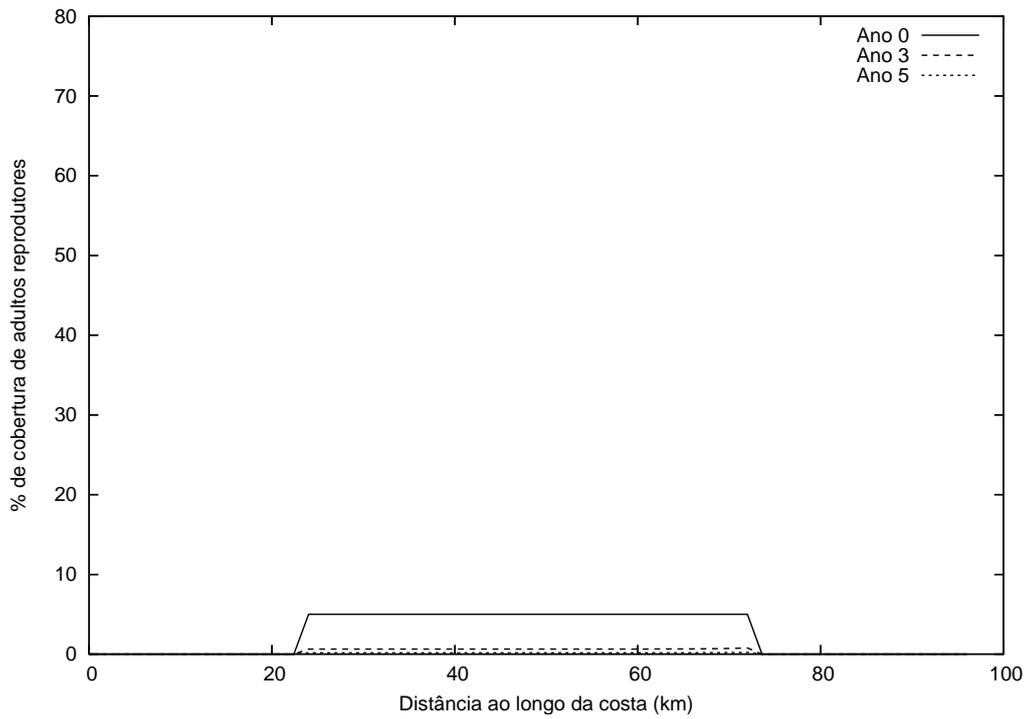
Quando a velocidade de escoamento é baixa ($0,25\text{cm/s}$), a concentração de larvas nas proximidades da costa é maior e a população de adultos dominantes rapidamente aumenta e alcança o nível de equilíbrio em 10 anos (figura 5.8(a)). Como esta espécie se concentra principalmente na parte central do habitat rochoso, a espécie subordinada cresce nas laterais deste mesmo habitat (figura 5.8(b)). Por causa do padrão de circulação, as larvas são levadas para longe da costa mais depressa quando a velocidade aumenta (1cm/s), de modo que a população de adultos das espécies dominante e subordinada declinam rapidamente para a extinção (figura 5.9).

Uma vez que as espécies dominante e subordinada extinguíram-se rapidamente para a velocidade de escoamento de 1cm/s e um comportamento similar é verificado para a velocidade de 4cm/s , no próximo experimento a dinâmica destas espécies é investigada para um nível de velocidade intermediário ($0,4\text{cm/s}$) aos dois primeiros casos apresentados. A figura 5.10(a) mostra a redução da população de adultos dominantes resultante do transporte de suas larvas. Esta população alcança o estado de equilíbrio em torno do ano 90. Enquanto a população de dominantes diminui, a população de subordinados, que é favorecida, aumenta (figura 5.10(b)). Isto acontece porque a intensidade da interação da população de dominantes sobre a de subordinados diminui.

Estes resultados concordam qualitativamente com [Connolly e Roughgarden, 1998, 1999] como pode ser verificado na próxima série de experimentos que exhibe o comportamento da solução numérica do problema populacional com com-



(a) Espécie dominante



(b) Espécie subordinada

Figura 5.6: Distribuição de adultos reprodutores ao longo do substrato rochoso resultante do escoamento paralelo com $v_y = 4\text{cm/s}$.

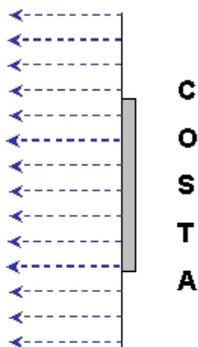
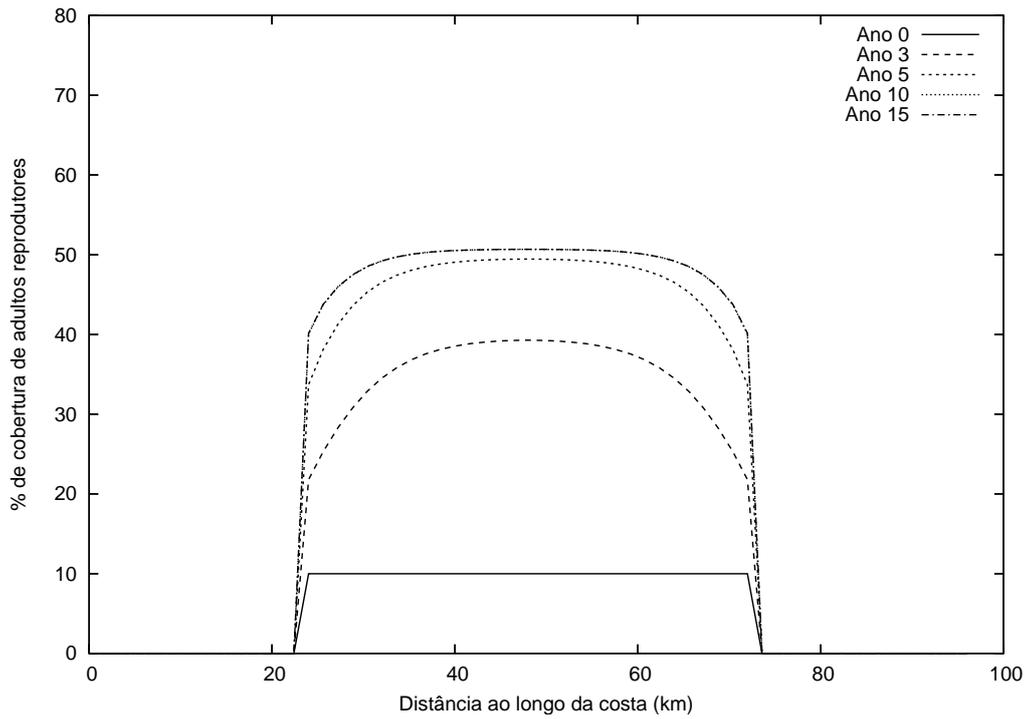


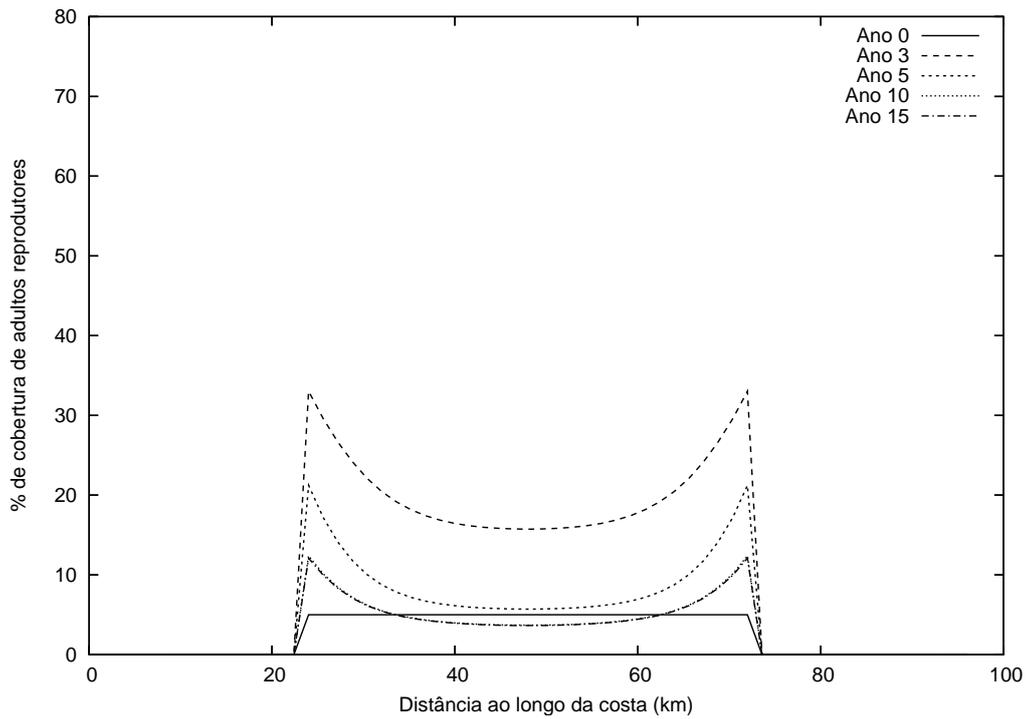
Figura 5.7: Representação esquemática do escoamento perpendicular à costa.

petição interespecífica proposto em [Connolly e Roughgarden, 1998]. Para isto, constrói-se o modelo uni-dimensional sem estrutura de estágios em Elementos Finitos considerando a dependência das variáveis apenas com a direção x , ou seja, $F(t), B_i(t), L_i(x, t)$, onde $i = 1, 2$, e $v_y \partial L_i(x, y, t) / \partial y = k \partial^2 L_i(x, y, t) / \partial^2 y = 0$. Os parâmetros biológicos e os níveis de advecção apresentados em [Connolly e Roughgarden, 1998] são utilizados. Além disso, adota-se $\Delta t = 12h$, $B_{i,0} = 100000$ adultos reprodutores/100m, $k = 10m^2/s$, $tol = 1 \times 10^{-3}$, $x_f = 30km$ e uma malha uniforme com 200 elementos. Na figura 5.11 observa-se a variação das populações de adultos das espécies dominante e subordinada em estado de equilíbrio no substrato rochoso com relação à velocidade do escoamento perpendicular à costa. Verifica-se que quando a velocidade aumenta, o recrutamento da espécie dominante decresce enquanto que o recrutamento da espécie subordinada cresce como consequência da maior disponibilidade de espaço livre para assentar e da redução de sua remoção pela outra espécie. Estes resultados estão em concordância com os resultados analíticos apresentados em [Connolly e Roughgarden, 1998].

É interessante também observar a evolução no tempo da densidade populacional das duas espécies até o estado de equilíbrio, conforme mostrada na figura 5.12, considerando a velocidade igual a $1,4cm/s$. Como a taxa de produção de larvas da espécie subordinada é maior do que a da espécie dominante, observa-se que enquanto a população de dominantes é pequena a população de subordinados cresce rapidamente. À medida em que a população de dominantes aumenta, o

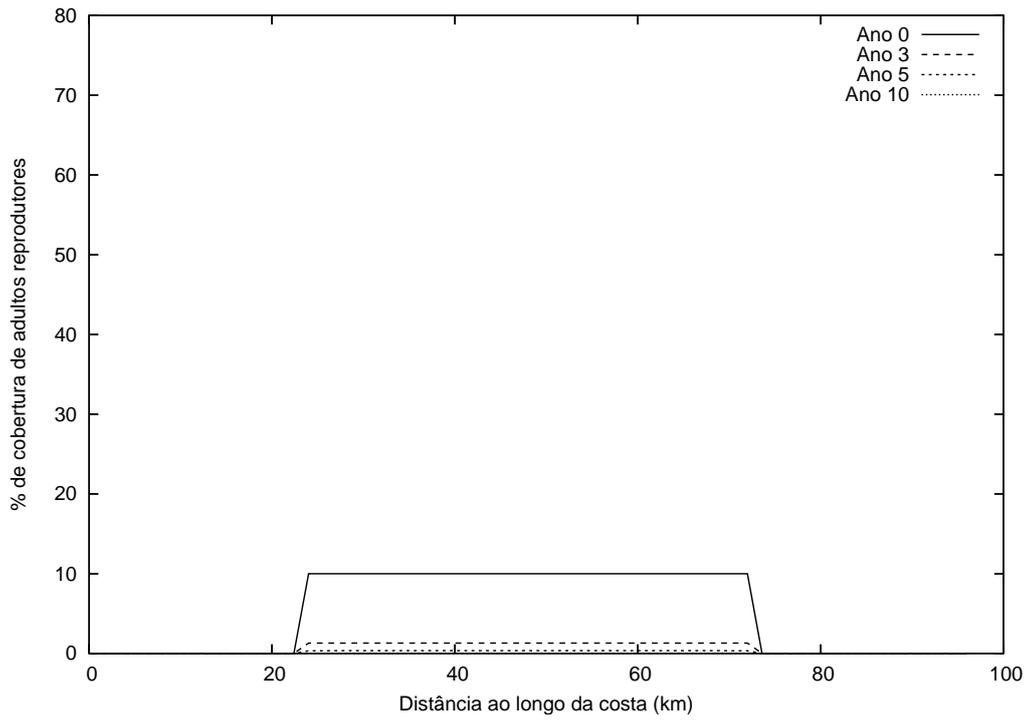


(a) Espécie dominante

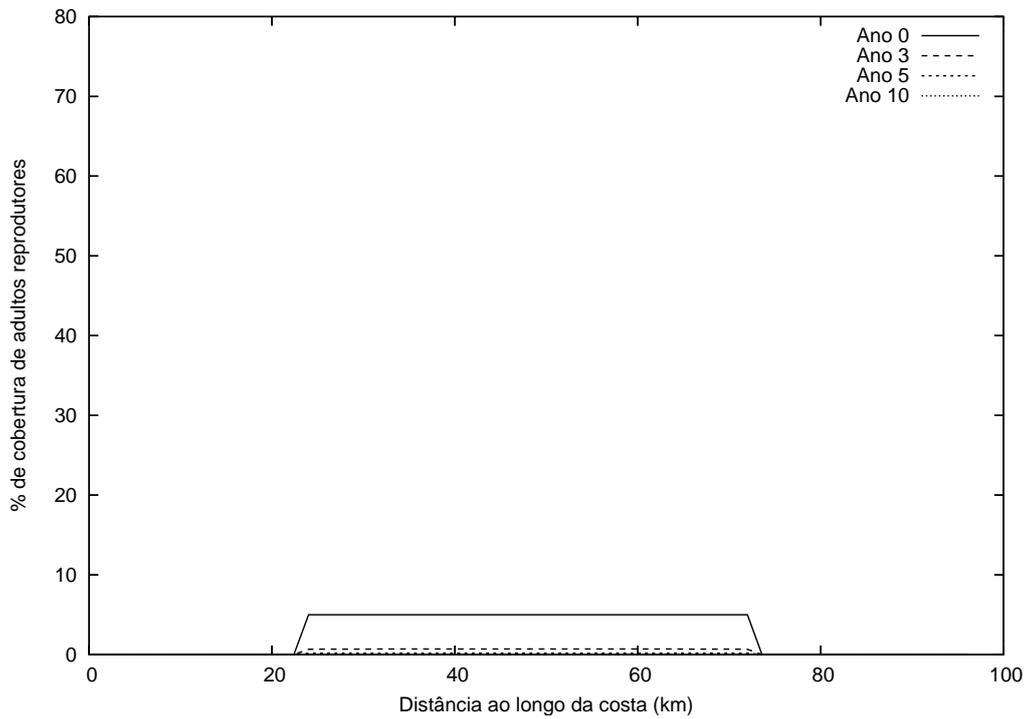


(b) Espécie subordinada

Figura 5.8: Distribuição de adultos reprodutores ao longo do substrato rochoso resultante do escoamento perpendicular com $v_x = 0,25\text{cm/s}$.

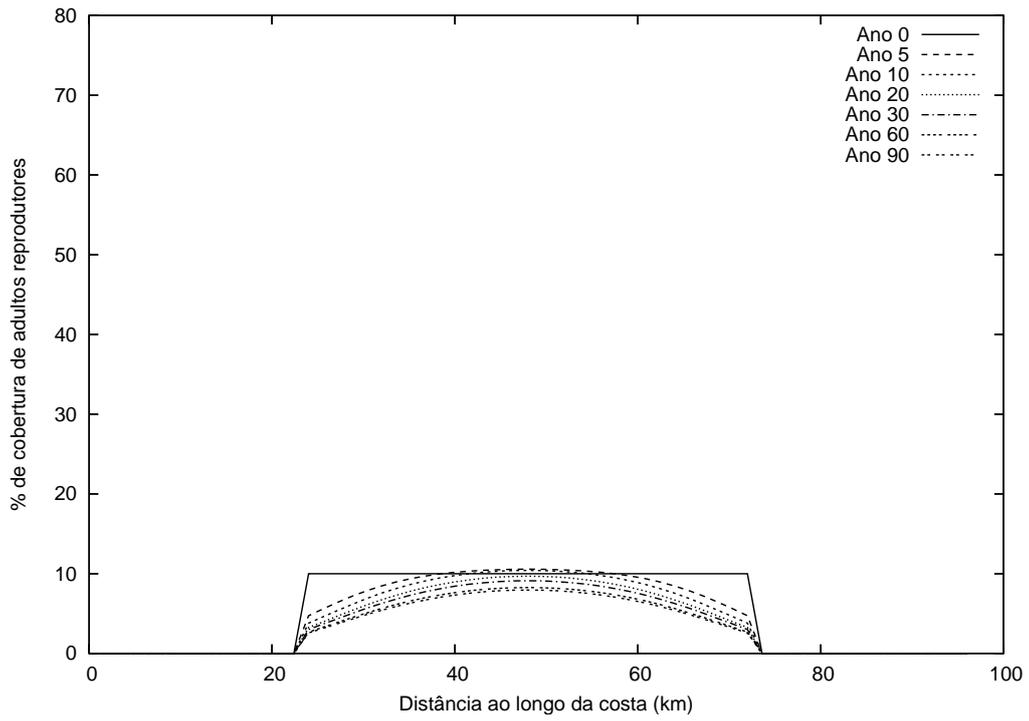


(a) Espécie dominante

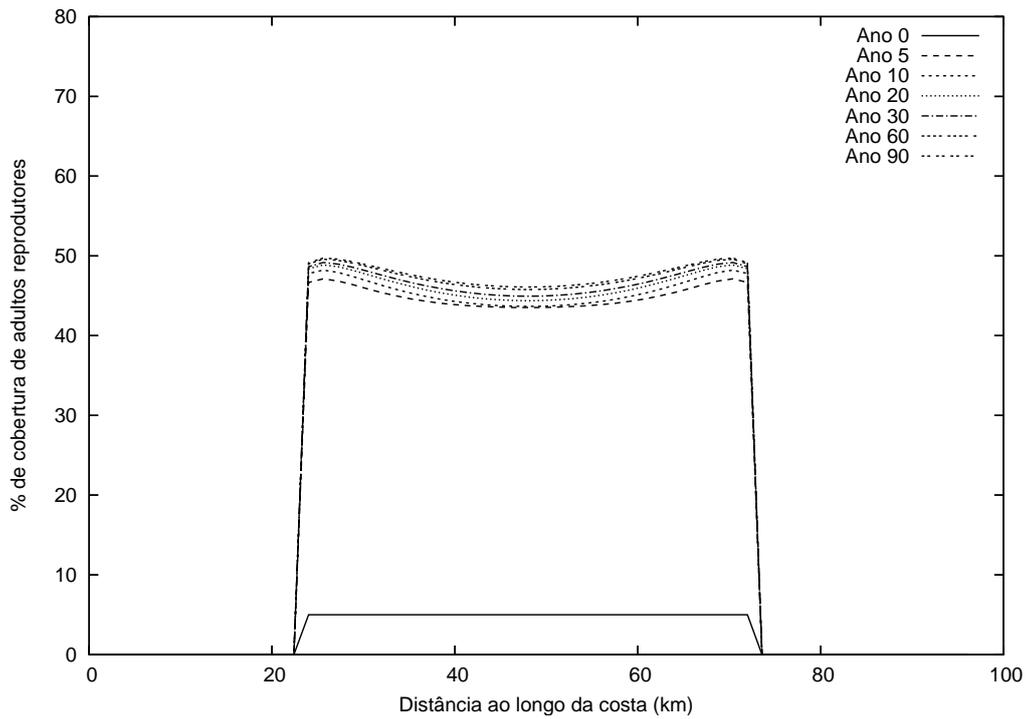


(b) Espécie subordinada

Figura 5.9: Distribuição de adultos reprodutores ao longo do substrato rochoso resultante do escoamento perpendicular com $v_x = 1\text{cm/s}$.



(a) Espécie dominante



(b) Espécie subordinada

Figura 5.10: Distribuição de adultos reprodutores ao longo do substrato rochoso resultante do escoamento perpendicular com $v_x = 0,4 \text{ cm/s}$.

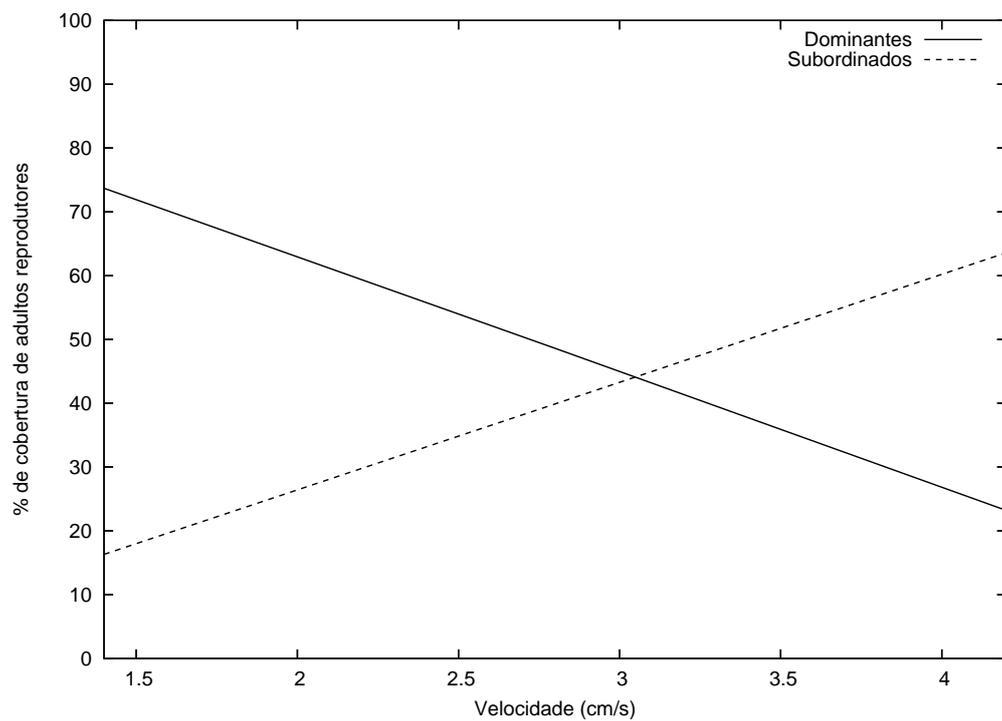


Figura 5.11: Variação do % de cobertura de adultos dominantes e subordinados na costa em relação à velocidade.

crescimento dos subordinados diminui em consequência da competição. Ao atingir percentuais mais elevados, a população de dominantes exerce um efeito tão negativo sobre a população de subordinados que esta decai drasticamente. Quando a população de dominantes atinge o nível de equilíbrio, a densidade de subordinados também não varia mais, e percebe-se que a densidade de equilíbrio dos subordinados é determinada pela densidade de dominantes.

5.3 Predação

A predação é um outro exemplo de interação direta entre duas populações que resulta em efeitos negativos no crescimento e sobrevivência de uma população e positivos na outra [Odum, 1988]. Este processo interativo é caracterizado pelo consumo de um organismo (a presa) por outro organismo (o predador), em que o primeiro se encontra vivo quando sofre o ataque do segundo [Begon et al., 1996]. Neste estudo, vamos investigar os efeitos entre o processo de transporte de larvas e a intensidade da interação predador-presa das estrelas-do-mar *Pisaster ochraceus* sobre as cracas *Balanus glandula* no habitat bentônico. Para este estudo, toma-se como referência o modelo construído com base no modelo unidimensional sem estágios de vida apresentado em [Connolly e Roughgarden, 1999]. A estrela-do-mar *Pisaster ochraceus* é o principal predador em muitas comunidades da zona entre-marés rochosa da costa oeste da América do Norte [Connolly e Roughgarden, 1999]. Este invertebrado marinho é carnívoro, consumidor voraz, e comumente alimenta-se de mexilhões (*Mytilus* spp.), cracas (*Balanus glandula*), caracóis e quitons. Semelhantemente às cracas, a *Pisaster ochraceus* possui uma fase larval planctônica e outra adulta, porém a duração do seu ciclo de vida (que pode atingir décadas [Menge et al., 2004]) é muito maior do que o das cracas. Por esta razão, na construção do modelo predador-presa bidimensional, considera-se o ciclo de vida das cracas estágio-estruturado (capítulo 2 - modelo com estrutura de estágios) enquanto o ciclo de vida das estrelas-do-mar é representado apenas por suas fases principais, a larval e a adulta (da mesma forma daquele apresentado

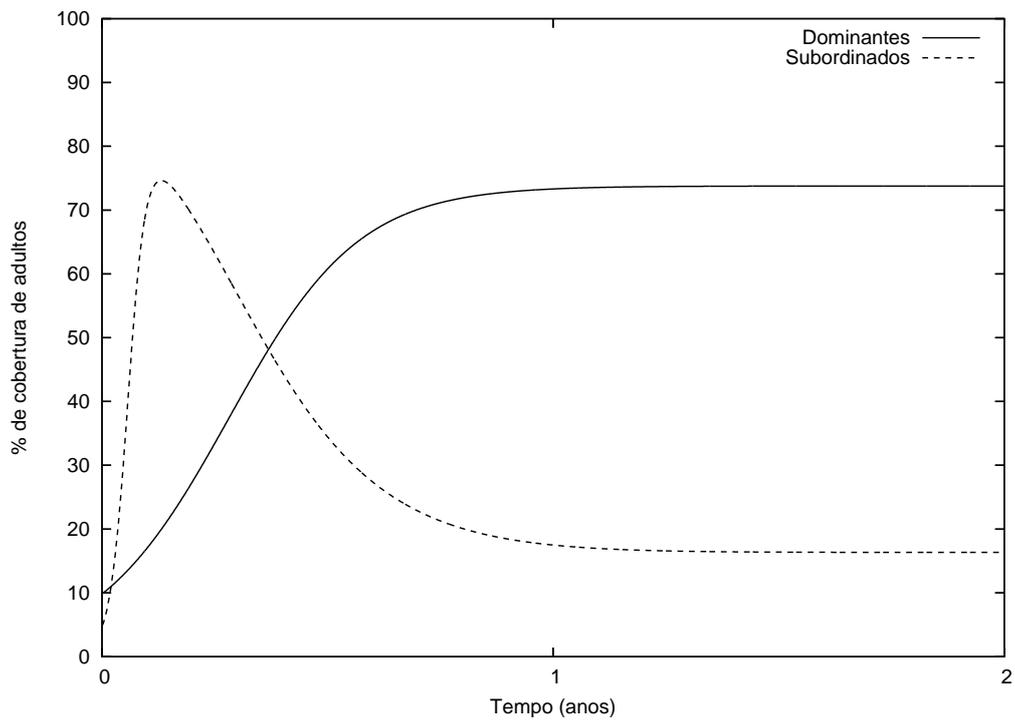


Figura 5.12: Variação do % de cobertura de adultos dominantes e subordinados ao longo do tempo ($v_x = 1,4cm/s$; $v_y = 0cm/s$).

para as cracas no capítulo 2 - modelo sem estágios). Além disto, considera-se que as presas podem assentar apenas no espaço desocupado e os predadores podem assentar em qualquer lugar do substrato rochoso. Uma vez no habitat rochoso, os predadores procuram por sua presa, sendo a taxa na qual o predador encontra e consome as presas designada por e . Com estas suposições, as equações que descrevem a dinâmica dos adultos, ao longo do tempo e do espaço, são expressas por

$$\frac{dB_1(y, t)}{dt} = c_1 L_1(0, y, t) F(y, t) - \mu_1 B_1(y, t) - e B_1(y, t) B_2(y, t), \quad (5.16)$$

$$\frac{dB_2(y, t)}{dt} = c_2 L_2(0, y, t) A(y) - \mu_2 B_2(y, t). \quad (5.17)$$

Os subscritos $i = 1, 2$ denotam, respectivamente, as populações de presa e de predador; $B_i(y, t)$ representa o número de adultos sobre o substrato rochoso da espécie i na posição y e no tempo t ; $L_i(0, y, t)$ é o número de larvas da espécie i que colide com a costa na posição y e no tempo t ; $A(y)$ é a área total do substrato rochoso e $F(y, t)$ é a quantidade de espaço livre disponível para o assentamento das cracas *Balanus glandula* (dada pela diferença entre a área total ($A(y)$) e a área ocupada pela população de cracas (presas) adultas ($a_1 B_1(y, t)$)).

A equação que define a dinâmica das larvas dentro da coluna d'água é análoga à do modelo de competição (equação (5.7)). Aqui, também se considera que as larvas das duas espécies estão sujeitas aos mesmos processos de transporte, portanto $k_1 = k_2 = k$. Conforme discutido na seção anterior, ao longo do substrato rochoso ($x = 0$) o fluxo total de larvas na direção normal à costa é resultante dos fluxos devidos à produção de larvas pelos adultos e ao assentamento de larvas. Portanto, para as presas, o fluxo total é dado por $m_1 B_1(y, t) - c_1 L_1(0, y, t) F(y, t)$. Para os predadores, o fluxo é expresso por $\gamma e B_1(y, t) B_2(y, t) - c_2 L_2(0, y, t) A(y)$, pois o modelo considera que o sucesso do processo de reprodução da espécie *Pisaster*

ochraceus depende da energia fornecida pelo consumo das presas, onde γ representa o número de larvas de estrela-do-mar produzidas por presa consumida. Ademais, não existe restrição espacial para o assentamento das larvas de predadores no habitat rochoso. Assim, as condições de contorno na costa para as equações de transporte das presas e dos predadores são, respectivamente,

$$\begin{aligned} \left(v_x(x, y, t)L_1(x, y, t) - k \frac{\partial L_1(x, y, t)}{\partial x} \right) \Big|_{x=0} &= \\ &= m_1 B_1(y, t) - c_1 L_1(x=0, y, t) F(y, t); \end{aligned} \quad (5.18)$$

$$\begin{aligned} \left(v_x(x, y, t)L_2(x, y, t) - k \frac{\partial L_2(x, y, t)}{\partial x} \right) \Big|_{x=0} &= \\ &= \gamma e B_1(y, t) B_2(y, t) - c_2 L_2(x=0, y, t) A(y). \end{aligned} \quad (5.19)$$

Os fluxos totais das larvas de ambas as espécies nas demais fronteiras ($x = x_f$, $y = 0$ e $y = y_f$) são dados por (5.10) e (5.11).

Os parâmetros biológicos utilizados na modelagem da dinâmica das cracas e das estrelas-do-mar estão descritos, respectivamente, nas tabelas 2.2 e 5.2. Os parâmetros para os predadores, introduzidos em [Connolly e Roughgarden, 1999], foram estimados com base em dados disponíveis na literatura para estrelas-do-mar, exceto a taxa de mortalidade das larvas que foi considerada igual a das cracas (por não se conhecer dados desta natureza para a espécie *Pisaster ochraceus*).

Tabela 5.2: Parâmetros biológicos das estrelas-do-mar *Pisaster ochraceus*.

Parâmetros	Nomenclatura	Valor e Unidade
Taxa de mortalidade de larvas	λ_2	$5,6 \times 10^{-7} s^{-1}$
Taxa de mortalidade de adultos	μ_2	$2,8 \times 10^{-9} s^{-1}$
Larvas produzidas/Presas consumidas	γ	0,06
Taxa de encontro	e	$2,8 \times 10^{-9} s^{-1}$
Coefficiente de assentamento larval	$c_2(t)$	$2,8 \times 10^{-8} s^{-1}$

Para resolver numericamente o problema proposto nesta seção usamos a

metodologia apresentada no capítulo 2. Assim, utilizando-se o mesmo procedimento adotado no modelo de competição hierárquica por espaço, apresenta-se aqui somente as particularidades inerentes ao modelo predador-presa. Para tanto, a construção dos problemas discretos do transporte das larvas de presas e de predadores é baseada no Método de Galerkin usando funções de interpolação bilineares por partes no espaço e o Método de Euler implícito para discretizar a derivada temporal. Desta forma, definindo $S = H^1(\Omega)$, o espaço de Sobolev de ordem 1, e $S^h \subset S$, as formulações variacionais discretas associadas aos problemas (5.7, 5.18, 5.10 e 5.11) e (5.7, 5.19-5.11) podem ser escritas respectivamente como: encontrar $L_{i;n}^h \in S^h$, $n = 1, \dots, N$, tal que

$$\begin{aligned}
& \int_{\Omega} L_{1;n}^h \phi^h d\Omega - \Delta t \int_{\Omega} v_x L_{1;n}^h \frac{\partial \phi^h}{\partial x} d\Omega + \Delta t \int_{\Omega} v_y L_{1;n}^h \frac{\partial \phi^h}{\partial y} d\Omega \\
& + k \Delta t \left(\int_{\Omega} \frac{\partial L_{1;n}^h}{\partial x} \frac{\partial \phi^h}{\partial x} d\Omega + \int_{\Omega} \frac{\partial L_{1;n}^h}{\partial y} \frac{\partial \phi^h}{\partial y} d\Omega \right) + \lambda_1 \Delta t \int_{\Omega} L_{1;n}^h \phi^h d\Omega \\
& - \Delta t \int_0^{y_f} [(m_1 B_{1;n} - c_1 L_{1;n}^h (A - a_1 B_{1;n})) \phi^h]_{|x=0} dy \\
& = \int_{\Omega} L_{1;n-1}^h \phi^h d\Omega; \tag{5.20}
\end{aligned}$$

$$\begin{aligned}
& \int_{\Omega} L_{2;n}^h \phi^h d\Omega - \Delta t \int_{\Omega} v_x L_{2;n}^h \frac{\partial \phi^h}{\partial x} d\Omega + \Delta t \int_{\Omega} v_y L_{2;n}^h \frac{\partial \phi^h}{\partial y} d\Omega \\
& + k \Delta t \left(\int_{\Omega} \frac{\partial L_{2;n}^h}{\partial x} \frac{\partial \phi^h}{\partial x} d\Omega + \int_{\Omega} \frac{\partial L_{2;n}^h}{\partial y} \frac{\partial \phi^h}{\partial y} d\Omega \right) + \lambda_2 \Delta t \int_{\Omega} L_{2;n}^h \phi^h d\Omega
\end{aligned}$$

$$\begin{aligned}
& -\Delta t \int_0^{y_f} [(\gamma e B_{1;n} B_{2;n} - c_2 L_{2;n}^h A) \phi^h]_{|x=0} dy \\
& = \int_{\Omega} L_{2;n-1}^h \phi^h d\Omega.
\end{aligned} \tag{5.21}$$

As distribuições das presas e dos predadores adultos na costa são obtidas usando o Método de Euler Implícito nas equações (5.16) e (5.17), resultando em

$$B_{1;n}(y) = \frac{B_{1;n-1}(y) + \Delta t [c_1 (A - a_1) L_{1;n}^h(0, y)]}{1 + \Delta t \mu_1 + e \Delta t B_{2;n}(y)}, \tag{5.22}$$

$$B_{2;n}(y) = \frac{B_{2;n-1}(y) + \Delta t c_2 L_{2;n}^h(0, y) A}{1 + \Delta t \mu_2}. \tag{5.23}$$

Neste modelo, para solucionar (5.22) é preciso conhecer $L_{1;n}^h(0, y)$ e $B_{2;n}$; para solucionar (5.23) é necessário o conhecimento de $L_{2;n}^h(0, y)$. Para resolver os sistemas de equações não lineares (5.20-5.23) é usado o algoritmo de predição-correção apresentado a seguir. Este algoritmo também envolve 2 fases (preditora e corretora) a serem executadas em cada passo de integração no tempo n , $n = 1, \dots, nt$, onde nt é o número total de passos de tempo. Para os dois problemas, o processo iterativo começa assumindo-se os valores iniciais $B_{i;n}(y)$ e $L_{i;n}(x, y)$ assumidos em cada nó da malha (x, y) , denotados por $B_{i;n}^0$ e $L_{i;n}^0$, onde o índice superior indica o número do passo iterativo. Este valores são inseridos nas equações (5.22) e (5.23). A seguir, os valores corrigidos $B_{i;n}^j(y)$ são inseridos nas equações (5.20) e (5.21), e os valores $B_{i;n}^j(y)$ e $L_{i;n}^j(x, y)$ são usados como as novas predições do passo iterativo seguinte ($j + 1$). O processo iterativo é repetido até n_c vezes, onde n_c representa o número máximo de iterações da etapa corretora. A convergência em cada passo de tempo é alcançada quando a diferença entre duas soluções subsequentes satisfaz $|B_{i;n}^j(y) - B_{i;n}^{j-1}(y)| < tol$, onde tol é a tolerância prescrita *a priori*.

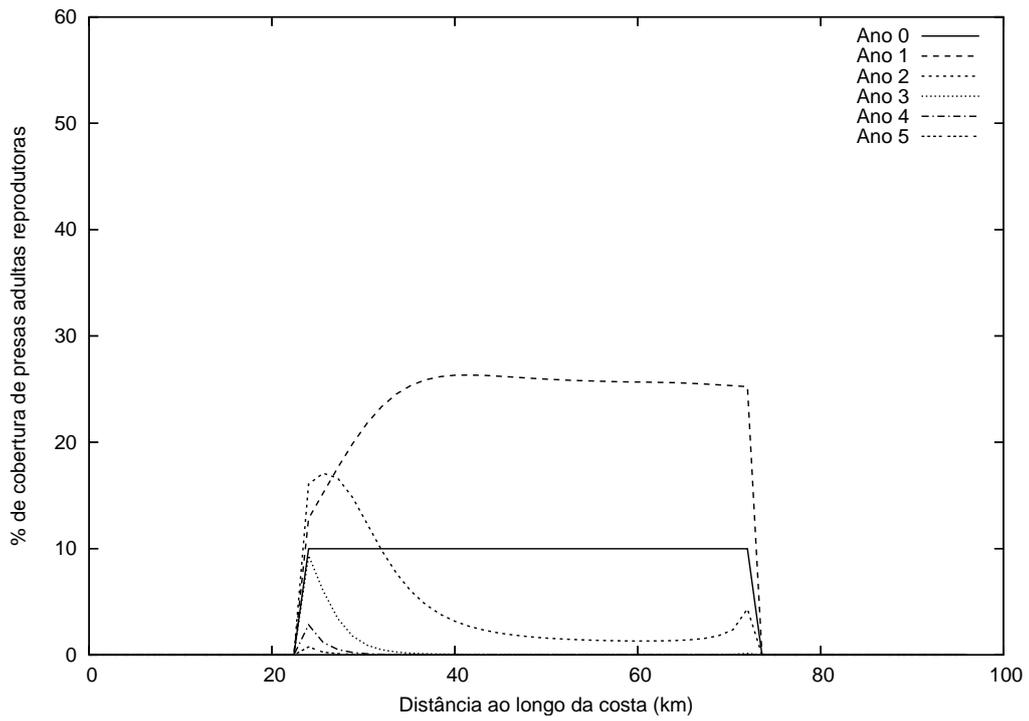
1. $B_{i;0}; L_{i;0}; t_0; T_{final}$ e nt	# dados iniciais
$\Delta t = T/nt; t = t_0$	
2. $n = 1, nt$	# integração no tempo
$t = t + \Delta t$	
$B_{i;n}^0 = B_{i;n-1}; L_{i;n}^0(0, y) = L_{i;n-1}(0, y)$	# fase preditora
3. $j = 1, n_c$	# fase corretora
determine $B_{2;n}^j$ usando $B_{2;n-1}$ e $L_{2;n}^{j-1}$	pela eq. (5.23)
determine $B_{1;n}^j$ usando $B_{1;n-1}^{j-1}, B_{2;n}^j$ e $L_{i;n}^{j-1}$	pela eq. (5.22)
determine $L_{1;n}^j$ usando $L_{1;n-1}$ e $B_{1;n}^j$	pela eq. (5.20)
determine $L_{2;n}^j$ usando $L_{2;n-1}, B_{2;n}^j$ e $B_{1;n}^j$	pela eq. (5.21)
IF $ B_{i;n}^j(y) - B_{i;n}^{j-1}(y) < tol$ GOTO 4	
4. $B_{i;n} = B_{i;n}^j; L_{i;n} = L_{i;n}^j$	

Algoritmo Preditor-corretor - Modelo Predador-Presa.

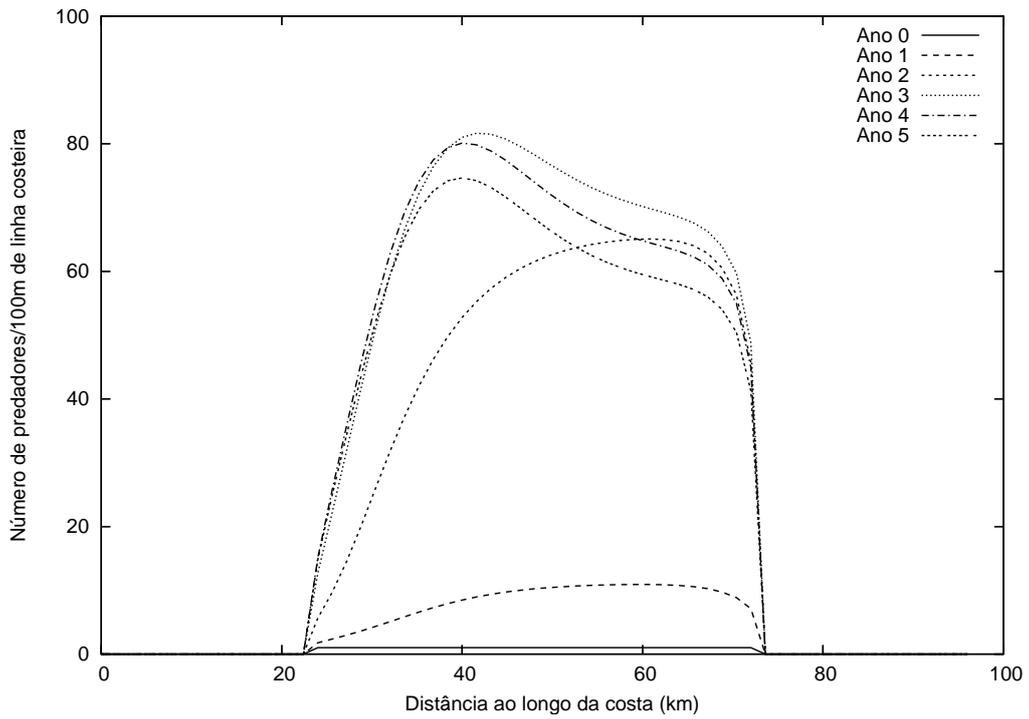
5.3.1 Resultados Numéricos

Para determinar a influência do transporte de larvas sobre a intensidade da interação predador-presa no substrato rochoso, usaremos no modelo bidimensional em Elementos Finitos as simples representações dos campos de escoamento idealizados paralelo e perpendicular à costa e três diferentes níveis de velocidade (0, 25; 1 e 4cm/s). A condição inicial da população de estrelas-do-mar é definida como 1 estrela-do-mar/100m de linha costeira em todo o substrato rochoso.

Para o escoamento paralelo à costa, as figuras 5.13, 5.14 e 5.15 mostram as distribuições de adultos reprodutores na linha costeira para o sistema predador-presa. Quando a velocidade é igual a 0, 25cm/s, observa-se na figura 5.13(a), que o % de cobertura de cracas adultas no substrato rochoso inicialmente cresce mantendo o padrão de assentamento definido pelo transporte de suas larvas na coluna d'água. Em seguida, a população de cracas declina drasticamente em decorrência da predação, exceto na região sul do habitat onde a densidade de predadores é menor. Porém, com o crescimento da densidade de predadores nesta região, a

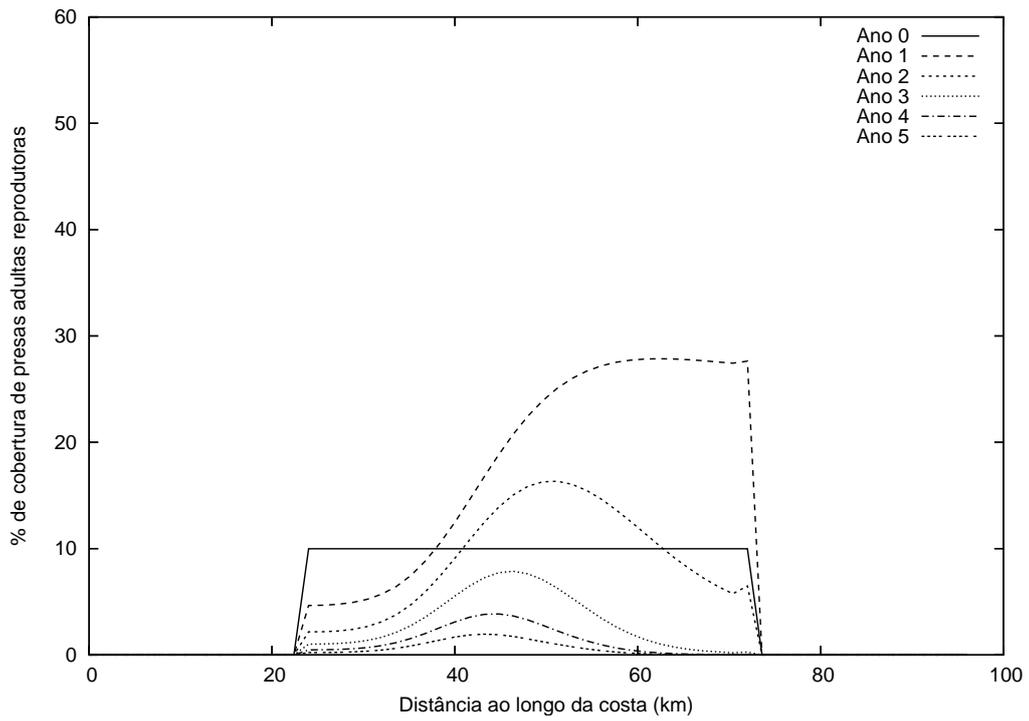


(a) Presa

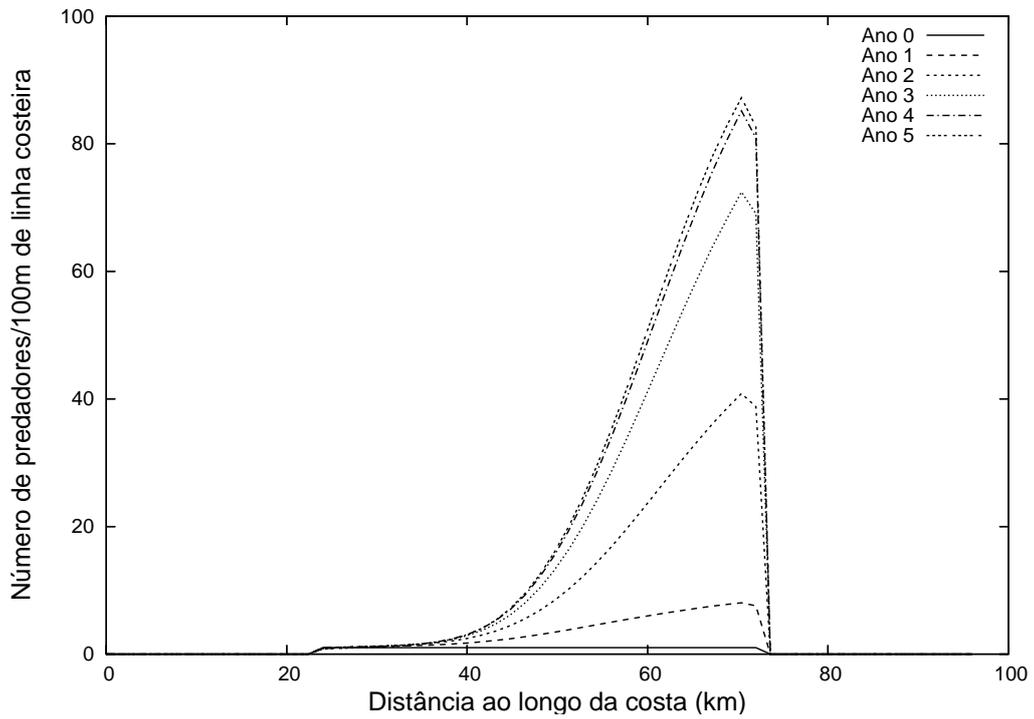


(b) Predador

Figura 5.13: Distribuição de adultos reprodutores ao longo do substrato rochoso resultante do escoamento paralelo com $v_y = 0,25\text{cm/s}$.

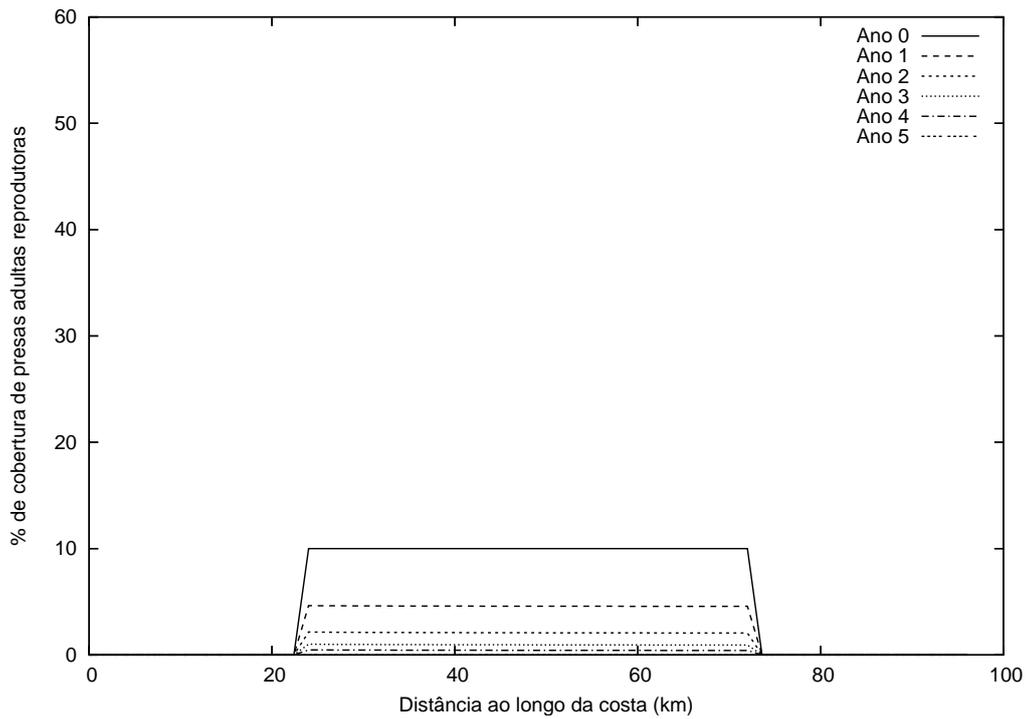


(a) Presa

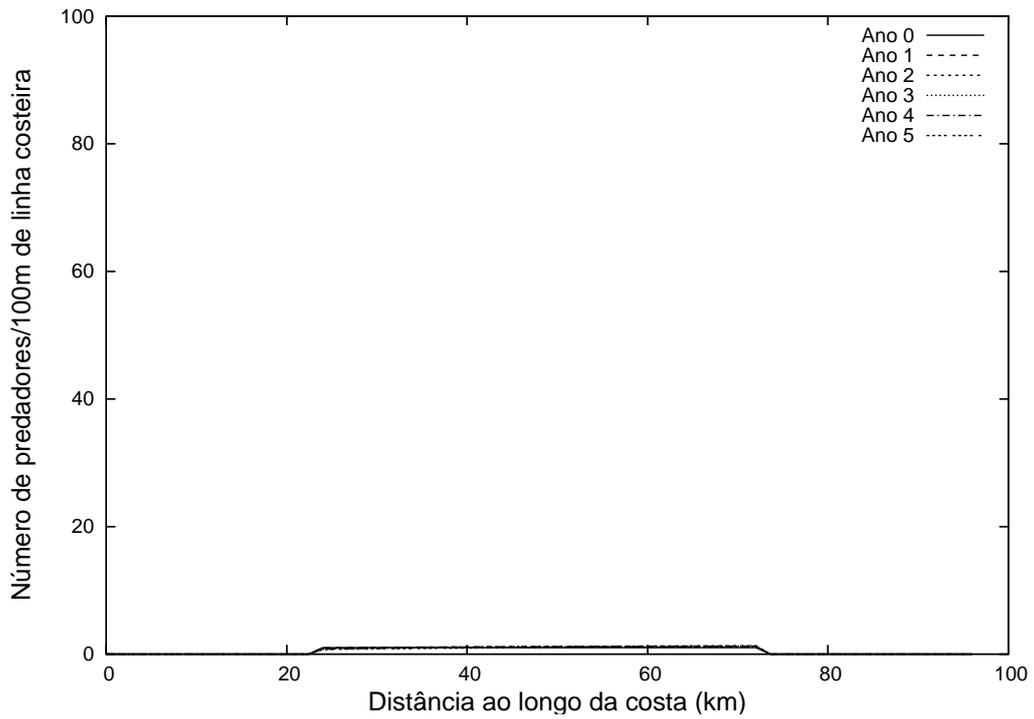


(b) Predador

Figura 5.14: Distribuição de adultos reprodutores ao longo do substrato rochoso resultante do escoamento paralelo com $v_y = 1\text{cm/s}$.



(a) Presa



(b) Predador

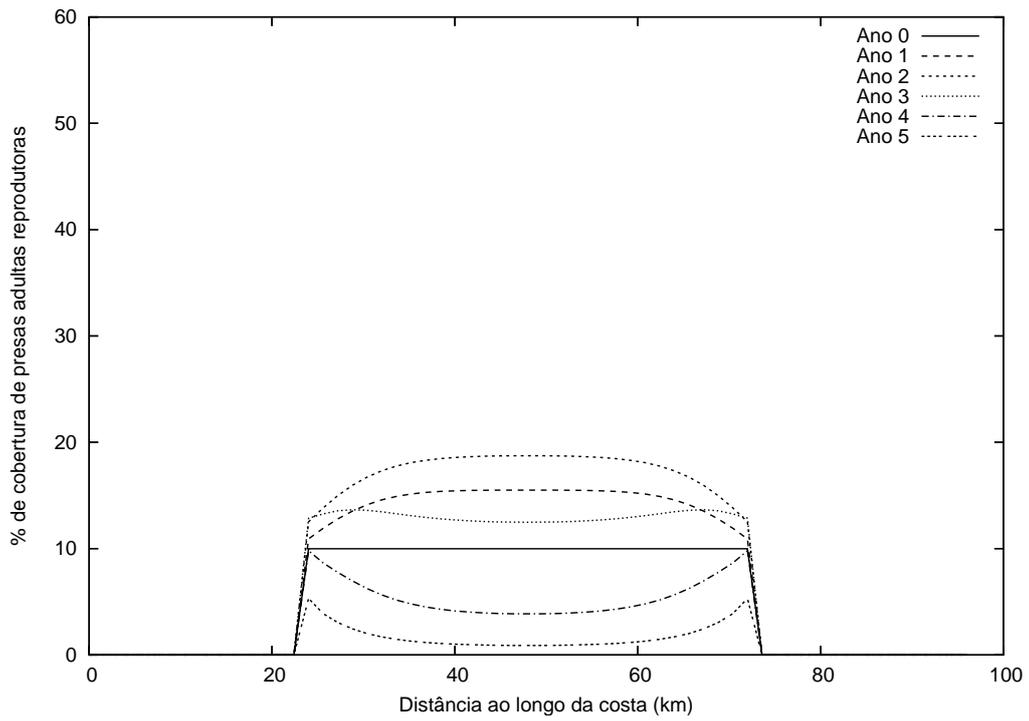
Figura 5.15: Distribuição de adultos reprodutores ao longo do substrato rochoso resultante do escoamento paralelo com $v_y = 4\text{cm/s}$.

população de presas decai até a extinção em 5 anos. Concomitantemente, a população de predadores, que depende da presença das presas para a reprodução (e, portanto, para o seu crescimento e sobrevivência), responde às variações da população de presas e do padrão da corrente. Assim, no período inicial, a população de predadores se beneficia da população de cracas e aumenta em todo o habitat, principalmente na região centro-norte onde as taxas de assentamento são maiores. Em pouco tempo exaurem a população de presas desta região e o seu crescimento passa a se concentrar na parte sul do habitat, local em que as cracas são mais abundantes (figura 5.13(b)). Em seguida, embora a figura não mostre, na ausência das presas, a população de predadores decresce atingindo a extinção em torno no ano 30.

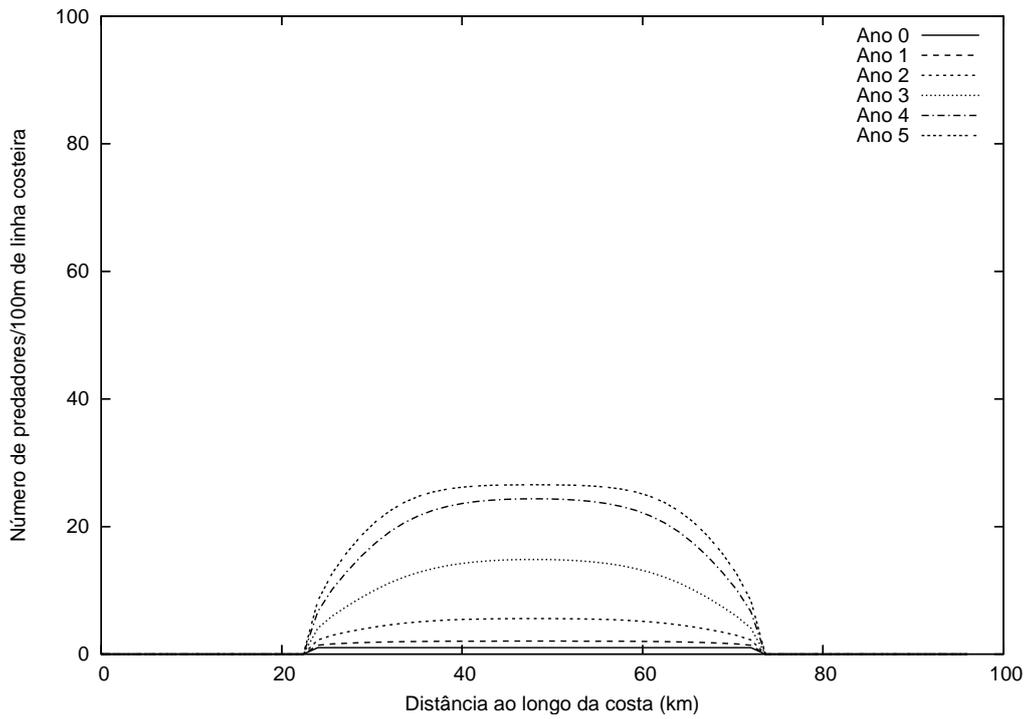
Quando a velocidade aumenta para 1cm/s , a ação mais intensa do campo de velocidades empurrando as larvas em direção à região norte é refletida na distribuição das populações de adultos que se deslocam para jusante (figura 5.14). Além disto, percebe-se que a intensidade da interação dos predadores sobre as presas diminui em todo o habitat, pois sua abundância é menor. A população de presas inicialmente cresce e depois decresce (mais lentamente do que no caso anterior) devido ao aumento da densidade de predadores, especialmente na região norte, onde a população de estrelas-do-mar é bem maior (figura 5.14(a)). Ao mesmo tempo, a população de predadores que começou pequena se favorece com a presença das presas e cresce rapidamente até o ano 5, declinando nos períodos subsequentes até a extinção (figura 5.14(b)).

Quando a velocidade é de 4cm/s , o rápido afastamento das larvas para longe do habitat adulto causa a extinção das populações de presas e de predadores em 5 anos (figura 5.15).

A próxima série de experimentos numéricos mostra as distribuições de presas e predadores reprodutores na linha costeira para o escoamento perpendicular à costa (figuras 5.16, 5.17 e 5.18). Para a velocidade igual a $0,25\text{cm/s}$, a população de presas primeiramente cresce concentrando-se principalmente na parte

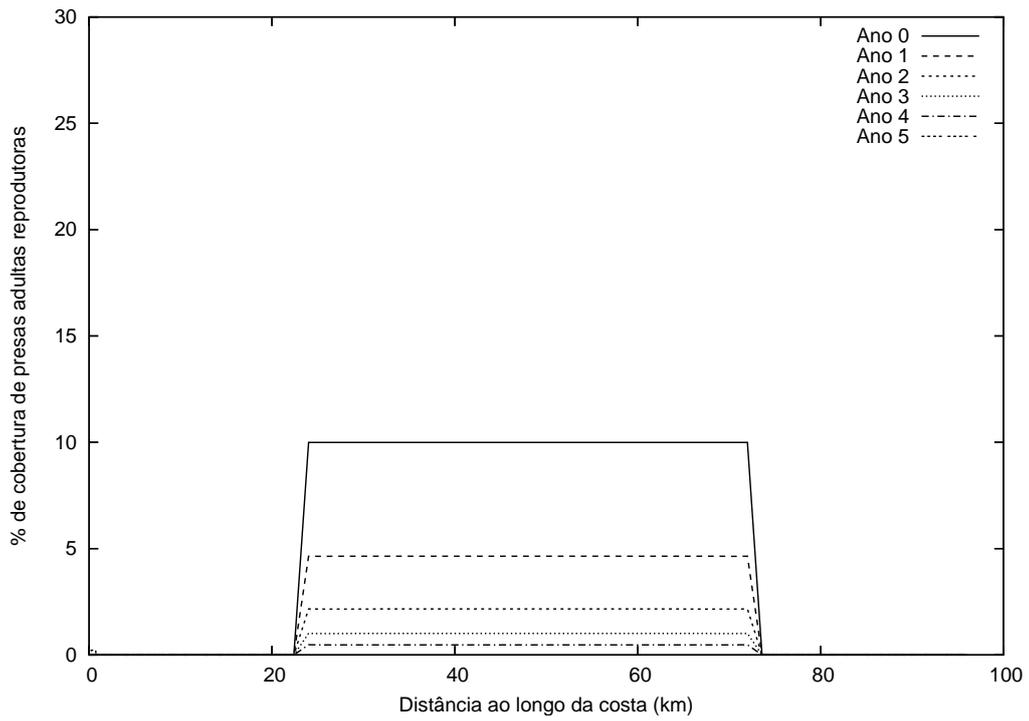


(a) Presa

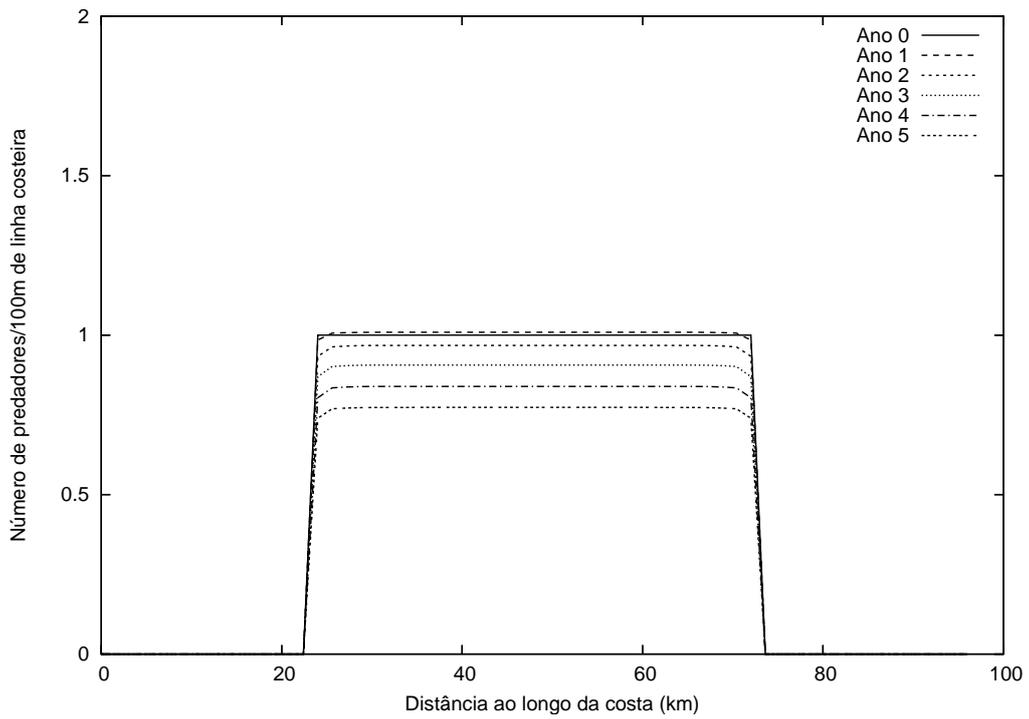


(b) Predador

Figura 5.16: Distribuição de adultos reprodutores ao longo do substrato rochoso resultante do escoamento perpendicular com $v_y = 0,25\text{cm/s}$.

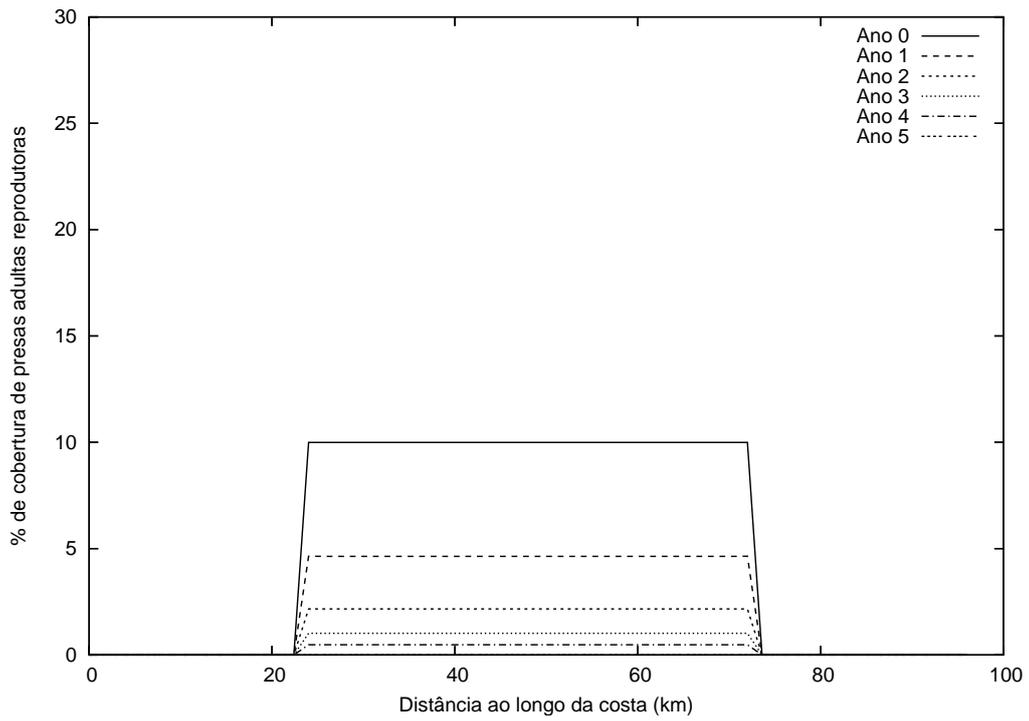


(a) Presa

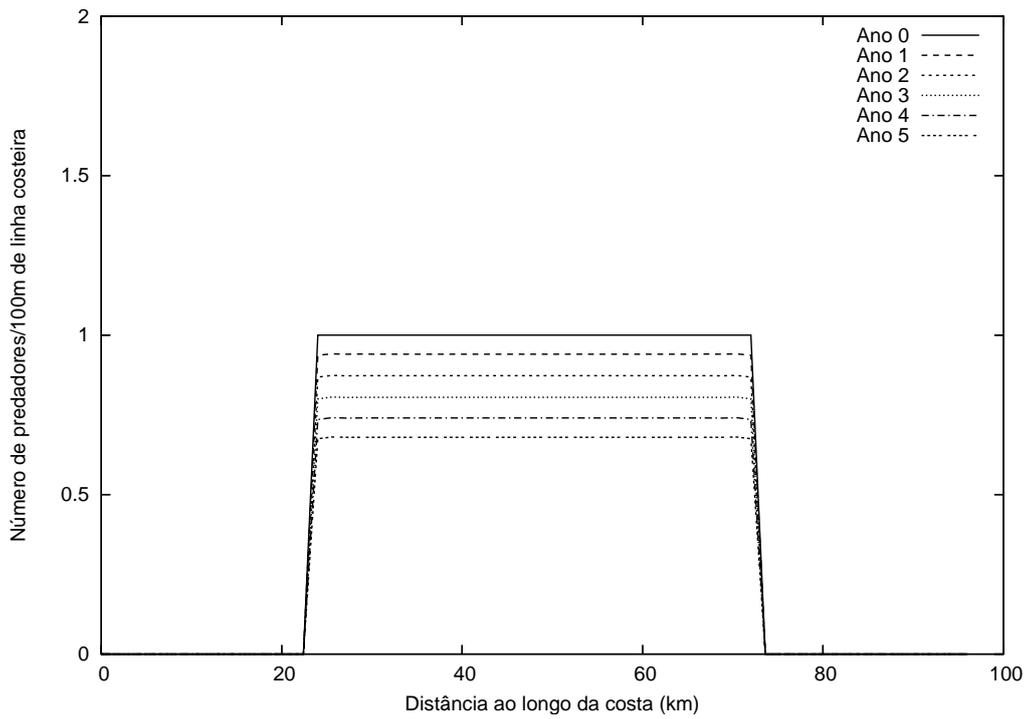


(b) Predador

Figura 5.17: Distribuição de adultos reprodutores ao longo do substrato rochoso resultante do escoamento perpendicular com $v_y = 1\text{cm/s}$.



(a) Presa



(b) Predador

Figura 5.18: Distribuição de adultos reprodutores ao longo do substrato rochoso resultante do escoamento perpendicular com $v_y = 4\text{cm/s}$.

central do substrato rochoso. Posteriormente, decresce com um decaimento mais acentuado nesta mesma parte do substrato (figura 5.16(a)). Isto acontece porque com a pequena densidade de predadores no período inicial, a distribuição presas reflete o padrão determinado pelo assentamento de suas larvas. Com o aumento da densidade de predadores, especialmente no centro do habitat (figura 5.16(b)), a população de presas diminui, permanecendo um pouco maior onde os predadores são menos abundantes. Para este padrão de escoamento, o aumento da velocidade tem um forte efeito sobre as populações de presas e predadores que extinguem-se rapidamente (figuras 5.17 e 5.18). Nota-se que para 1cm/s e 4cm/s a dinâmica das presas depende quase que completamente dos processos de transporte, conforme indicado nas figuras 5.17(a) e 5.18(a).

Os resultados apresentados nesta seção mostram que, independentemente da magnitude da velocidade e do padrão de escoamento, a população de presas na presença de seus predadores sempre decai para a extinção. Este comportamento difere dos resultados exibidos em [Connolly e Roughgarden, 1999] que mostram que estas populações podem coexistir. Esta diferença pode estar relacionada aos parâmetros biológicos apresentados em [Connolly e Roughgarden, 1999], que foram estimados de modo que as populações de presas e predadores coexistissem para os níveis de advecção utilizados no referido trabalho. Estes resultados são apresentados nas próximas simulações. Para isto, procede-se como na seção anterior, com a construção do modelo uni-dimensional sem estrutura de estágios em Elementos Finitos. Considera-se, então, a dependência das variáveis apenas com a direção x , ou seja, $F(t), B_i(t), L_i(x, t), i = 1, 2$, e $v_y \partial L_i(x, y, t) / \partial y = k \partial^2 L_i(x, y, t) / \partial^2 y = 0$. Para resolver numericamente este problema considera-se os parâmetros biológicos das presas e dos predadores e os níveis de advecção usados em [Connolly e Roughgarden, 1999]. Além disso, utiliza-se $\Delta t = 12h$, $B_{i,0} = 100\ 000$ /adultos reprodutores/100m, $k = 10\text{m}^2/\text{s}$, $tol = 1 \times 10^{-3}$, $x_f = 30\ 000\text{m}$ e uma malha uniforme com 200 elementos. A figura 5.19 exhibe a variação das populações de presas e predadores adultos em estado de equilíbrio com relação à velocidade do escoamento.

mento perpendicular à costa. Observa-se que o aumento da velocidade desfavorece a população de predadores e beneficia a população de presas, que cresce porque a intensidade da predação diminui. Isto mostra que a densidade de equilíbrio das presas depende do processo de transporte de larvas dos predadores. Estes resultados concordam com a solução analítica apresentada em [Connolly e Roughgarden, 1998] obtida através de uma aproximação semelhante à apresentada por Alexander e Roughgarden [1996] e apresentada no capítulo 3.

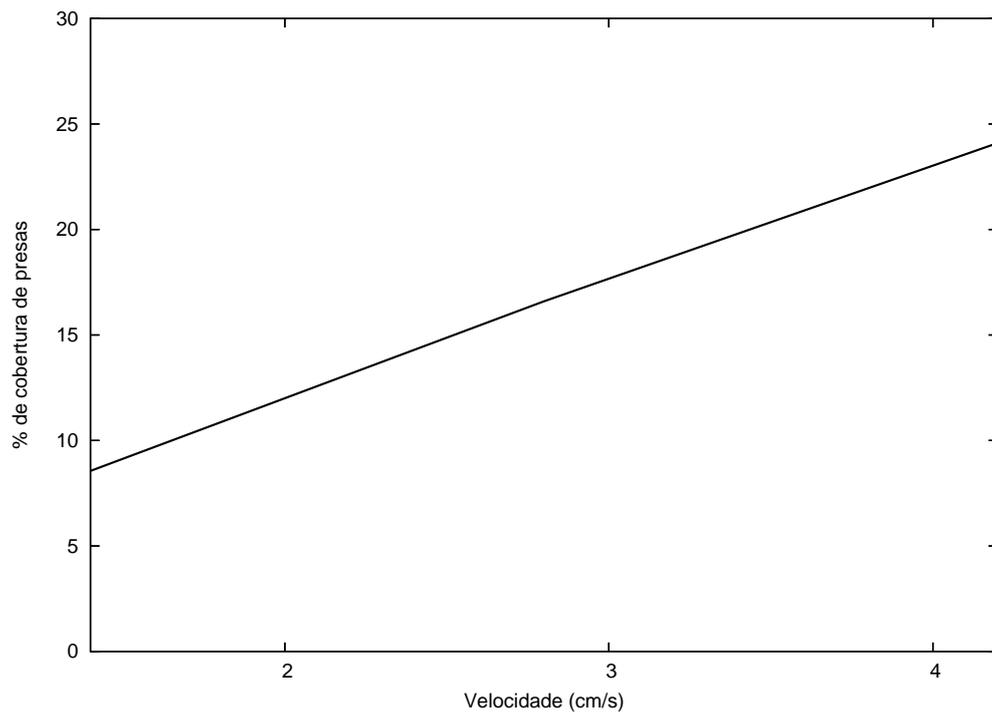
A figura 5.20 apresenta a evolução da densidade populacional das duas espécies até o estado de equilíbrio para a velocidade igual a $1,4\text{cm/s}$. Nota-se que no período inicial a população de presas cresce. Quando a população de predador aumenta, o impacto da predação também aumenta e, conseqüentemente, a abundância de presas diminui. Ao longo do tempo, estabelece-se o equilíbrio entre as duas populações, para o qual a coexistência é verificada.

5.4 Discussão

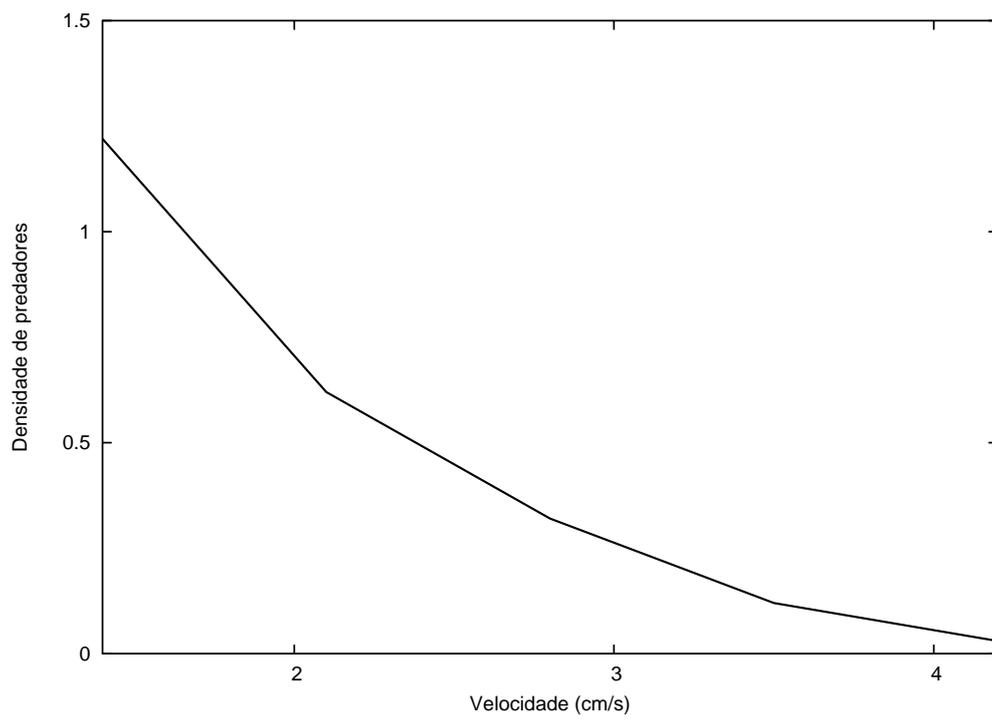
Com o objetivo de entender a dinâmica das comunidades costeiras com relação aos processos de pré- e pós-assentamento, neste capítulo investigamos o papel dos processos oceanográficos sobre importantes interações bióticas no habitat rochoso: as competições intraespecífica e interespecíficas e a predação.

Considerando o problema da dinâmica populacional para uma espécie, desenvolveu-se um modelo para investigar a dinâmica das cracas *Balanus glandula* sob uma forte interação intraespecífica entre os adultos. Utilizando-se o modelo de Beverton-Holt, observou-se que o efeito da mortalidade dependente da densidade só começa a afetar a população de adultos quando seu valor é pelo menos 20% maior que a mortalidade independente da densidade.

Para o problema populacional para duas espécies que interagem no habitat bentônico, dois modelos estágio-estruturados em elementos finitos foram desenvolvidos. O primeiro, baseado no modelo de [Connolly e Roughgarden, 1998], descreve a competição interespecífica por espaço entre as cracas *Balanus glandula*

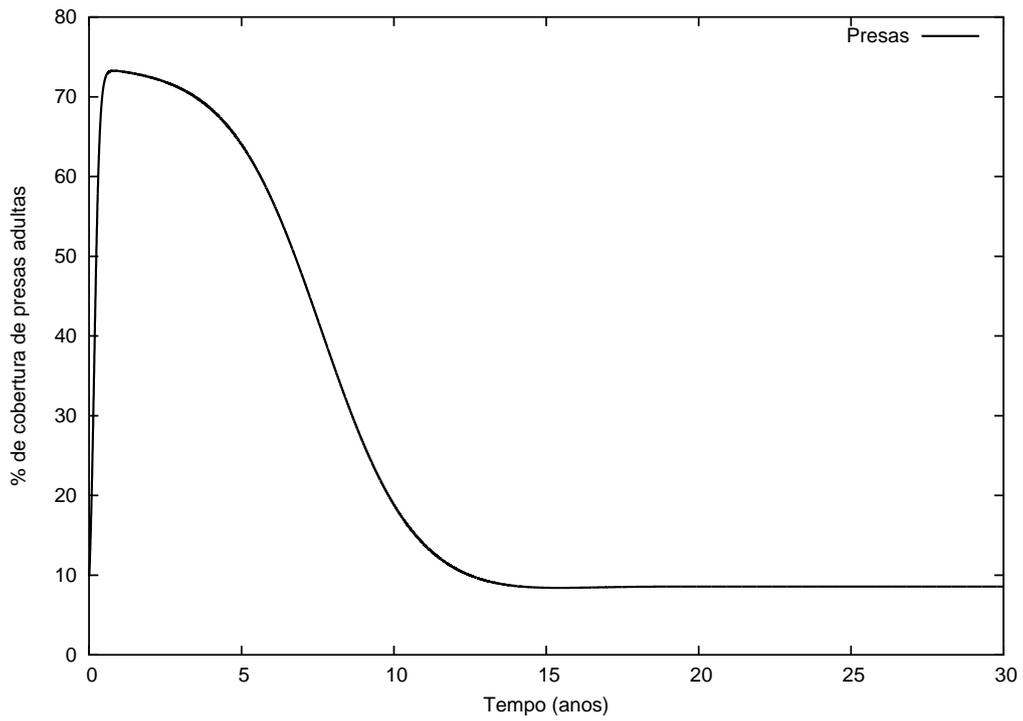


(a) Presa

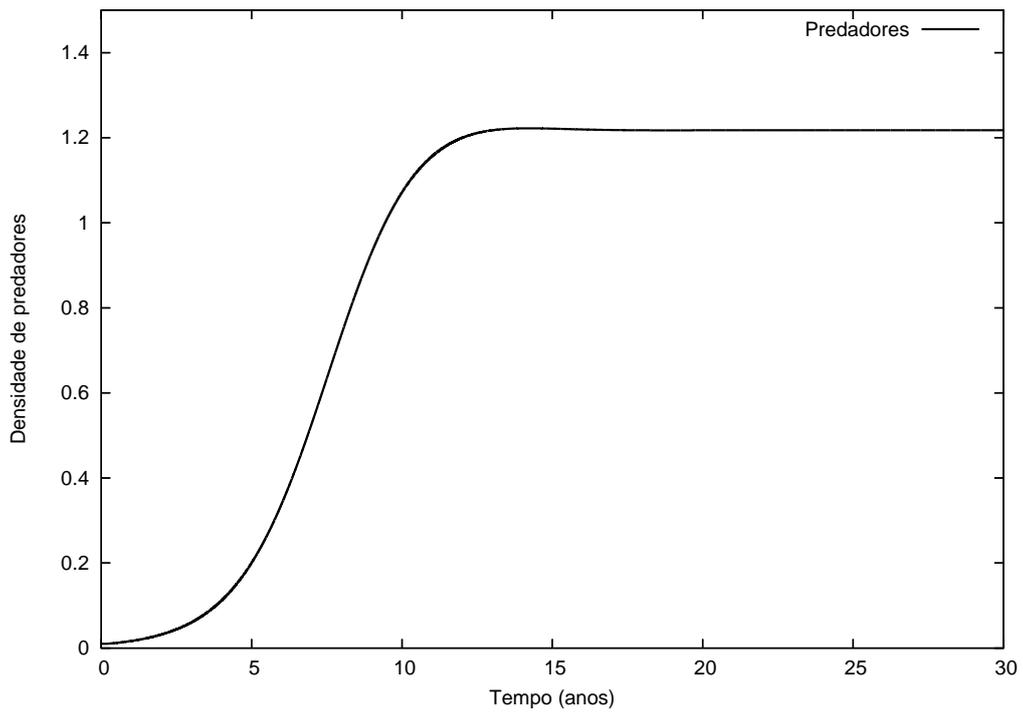


(b) Predador

Figura 5.19: Variação das populações de presas e predadores em equilíbrio com relação à velocidade.



(a) Presa



(b) Predador

Figura 5.20: Evolução das populações de presas e predadores ao longo do tempo ($v_x = 1,4\text{cm/s}$; $v_y = 0\text{cm/s}$).

(espécie dominante) e *Chthamalus* spp. (espécie subordinada). Nossos resultados mostram que as correntes costeiras afetam a taxa de assentamento e, conseqüentemente, a abundância de adultos na costa e a força da interação dos dominantes sobre a espécie subordinada, que decresce quando a magnitude da velocidade aumenta. Eles concordam qualitativamente com [Connolly e Roughgarden, 1998] e condizem com os resultados das investigações de campo apresentados neste mesmo trabalho.

O segundo modelo com estrutura de estágios foi desenvolvido para investigar os efeitos entre o processo de transporte de larvas e a intensidade da interação predador-presa das estrelas-do-mar *Pisaster ochraceus* sobre as cracas *Balanus glandula* com base em [Connolly e Roughgarden, 1999]. Os resultados mostram que independentemente da intensidade da velocidade e do padrão de escoamento, a população de presas na presença de seus predadores sempre decai para a extinção. Apesar do modelo estágio-estruturado mostrar um impacto bastante negativo dos predadores sobre as presas, verifica-se um comportamento semelhante ao do modelo sem estrutura de estágios (em que as espécies podem coexistir), ou seja, verifica-se que o aumento do transporte de larvas enfraquece a intensidade da interação dos predadores sobre as presas.

Destaca-se como a maior contribuição deste estudo a extensão do problema populacional com competição e predação para uma abordagem estágio-estruturada, mais realista, em duas dimensões. Do ponto de vista biológico, incorpora-se uma representação mais precisa do ciclo de vida; do ponto de vista físico, é possível explorar melhor os processos oceanográficos e as características costeiras.

Capítulo 6

Modelo de Diagnóstico

Nos capítulos anteriores investigamos como os fatores abióticos e bióticos afetam a dinâmica populacional de um organismo marinho com ciclo de vida complexo¹. Embora os modelos apresentem diversos processos físicos e biológicos interagindo, observa-se uma forte influência dos processos oceanográficos na dinâmica das cracas *Balanus glandula*. Isto ocorre porque a distribuição e a abundância da população de adultos no habitat bentônico dependem da taxa de assentamento, a qual está subordinada a taxa de chegada das larvas na linha costeira. Esta, por sua vez, está ligada a taxa de reprodução da população de adultos e é governada pelo processo de transporte na coluna d'água. Além da dispersão, os processos oceanográficos têm um papel fundamental na sobrevivência das larvas. O transporte de larvas para zonas desfavoráveis pode restringir as suas necessidades alimentares induzindo variações acentuadas na taxa de crescimento e longevidade [Pfeiffer-Hoyt e McManus, 2005] ou promover a perda de larvas por afastá-las das áreas apropriadas para o seu assentamento [Menge et al., 2004]. Como nas zonas entre-marés e sub-mareal marinhas, muitas espécies são sésseis ou altamente sedentárias quando adultas, com a dispersão ocorrendo predominantemente durante o estágio larval planctônico que pode durar de poucos dias até alguns meses dependendo da espécie [Siegel et al., 2003]. Neste capítulo vamos introduzir uma

¹ *Espécies com ciclo de vida complexo são aquelas que possuem pelo menos 2 estágios de desenvolvimento do seu ciclo de vida em habitats fisicamente distintos [Eggleston e Armstrong, 1995].*

descrição mais realista do efeito das correntes marinhas para explorar melhor suas implicações sobre a dispersão larval. Para isto, um modelo para aproximação do campo real de velocidades, denominado modelo de diagnóstico, será acoplado à equação de transporte que descreve a dinâmica das larvas na coluna d'água no modelo com estrutura de estágios apresentado no capítulo 2.

O modelo de diagnóstico tri-dimensional (3D) para o ajuste dos campos de vento apresentado em [Abboud et al., 2003; Montero et al., 1998; Montero e Sanín, 2001] será aplicado aqui para determinar o campo de velocidades bi-dimensional (2D) das águas marinhas, supondo que o escoamento seja estacionário.

6.1 Modelagem para Determinação do Campo de Velocidades

O modelo de diagnóstico [Abboud et al., 2003; Montero et al., 1998; Montero e Sanín, 2001] é usado na construção de um campo de velocidades localmente conservativo. Este modelo é baseado no princípio da conservação de massa e supõe que alguns dados da velocidade (intensidade e direção) são conhecidos em alguns pontos da superfície oceânica que representa o domínio de interesse, através de estações de medição.

A metodologia utilizada na construção deste campo de velocidades consiste em determiná-lo de modo que esteja o mais próximo possível dos valores medidos e que a equação de continuidade seja satisfeita. Tais condições conduzem à um problema de mínimo sob a restrição imposta pela equação da continuidade. Assim, a técnica dos multiplicadores de Lagrange é empregada e a resolução do problema de minimização conduz à equação de Euler-Lagrange que é solucionada através do Método de Elementos Finitos. Os detalhes deste procedimento são apresentados a seguir.

Supondo que a massa específica da água é constante e que o regime de escoamento é estacionário, a equação da continuidade definida no domínio computacional é dada por

$$\nabla \cdot \mathbf{v} = 0 \quad \text{em } \Omega, \quad (6.1)$$

onde $\mathbf{v} \equiv (v_x, v_y)$ é o campo de velocidades. O objetivo da técnica empregada é construir um campo de velocidades com base nos dados de campo, denotados por $\mathbf{v}^0 \equiv (v_x^0, v_y^0)$, e que satisfaça (6.1). A solução (v_x, v_y) é obtida determinando-se o ponto de sela (v_x, v_y, φ) do funcional

$$E(v_x, v_y, \varphi) = \int_{\Omega} \left\{ [(v_x - v_x^0)^2 + (v_y - v_y^0)^2] + \varphi \left[\frac{\partial v_x}{\partial x} + \frac{\partial v_y}{\partial y} \right] \right\} d\Omega, \quad (6.2)$$

onde φ é o multiplicador de Lagrange. Isto leva à

$$v_x = v_x^0 + \frac{1}{2} \frac{\partial \varphi}{\partial x} \quad \text{e} \quad v_y = v_y^0 + \frac{1}{2} \frac{\partial \varphi}{\partial y}, \quad (6.3)$$

onde o multiplicador pode ser fisicamente interpretado como uma perturbação da velocidade. Substituindo (6.3) em (6.1) obtém-se a seguinte equação diferencial parcial elíptica para φ

$$\frac{\partial^2 \varphi}{\partial x^2} + \frac{\partial^2 \varphi}{\partial y^2} = -2 \left(\frac{\partial v_x^0}{\partial x} + \frac{\partial v_y^0}{\partial y} \right) \quad \text{em } \Omega. \quad (6.4)$$

Para resolver este problema é necessário definir as condições de contorno apropriadas para todas as fronteiras da região de estudo. Em geral, impondo uma condição de contorno homogênea do tipo Dirichlet ($\varphi = 0$), as derivadas normais são não nulas, implicando na existência de fluxo de massa através da fronteira considerada. Isto significa que a condição de derivada nula é válida quando não há fluxo de massa através da fronteira, como é o caso da costa para o problema de interesse. Assim, definindo \mathbf{n} como o vetor normal à fronteira, as seguintes condições de contorno são usadas:

$$\begin{aligned}\frac{\partial \varphi}{\partial n} &= 0 && \text{ao longo da costa } (\Gamma_c); \\ \varphi &= 0 && \text{nas fronteiras norte, sul e oeste } (\Gamma_1),\end{aligned}$$

onde $\Gamma_c \cup \Gamma_1 \equiv \Gamma$ representa a fronteira contínua de Ω .

O campo de velocidade inicial $\mathbf{v}^0(x, y)$ é obtido através dos dados de velocidade discretos medidos experimentalmente em N estações, denotados por $\bar{\mathbf{v}}_n$, $n = 1, \dots, N$. Considerando que a coluna d'água tem profundidade constante e utilizando uma técnica de interpolação baseada no inverso do quadrado da distância r_n entre a estação n e o ponto do domínio (x, y) [Jiang et al., 2001], o campo de velocidades inicial $\mathbf{v}^0 = (v_x^0, v_y^0)$ é determinado por

$$\mathbf{v}^0(x, y) = \frac{\sum_{n=1}^N \bar{\mathbf{v}}_n / r_n^2}{\sum_{n=1}^N 1 / r_n^2}. \quad (6.5)$$

Finalmente, para determinar o campo de velocidades final (6.3) que será incorporado à equação de transporte de larvas, é necessário resolver o problema elíptico (6.4) para φ . O Método de Galerkin com Elementos Finitos bilineares é usado para solucionar este problema de equilíbrio. Definindo a contrapartida discreta do espaço contínuo das funções admissíveis como

$$V^h = \{\eta^h \in C^0(\Omega); \eta^h|_{\Omega_e} \in P^1(\Omega_e), \eta^h|_{\Gamma_1} = 0\},$$

o problema discretizado consiste em: encontrar $\varphi^h \in V^h$ tal que

$$\int_{\Omega} \left[\frac{\partial \varphi^h}{\partial x} \frac{\partial \eta^h}{\partial x} + \frac{\partial \varphi^h}{\partial y} \frac{\partial \eta^h}{\partial y} \right] d\Omega = - \int_{\Omega} 2 \left(\frac{\partial v_x^0}{\partial x} + \frac{\partial v_y^0}{\partial y} \right) \eta^h d\Omega, \quad \forall \eta^h \in V^h. \quad (6.6)$$

Usando as funções de elementos finitos definidas por

$$\varphi^h(x, y) = \sum_{j=1}^{N_{np}} N_j(x, y) \varphi_j^h \quad \text{e} \quad \eta^h(x, y) = \sum_{j=1}^{N_{np}} N_j(x, y) \eta_j^h,$$

em (6.6), obtém-se um sistema de equações algébricas com N_{np} incógnitas φ_j^h , que é resolvido através da decomposição LU.

6.2 Resultados Numéricos

Nesta seção, utiliza-se a metodologia descrita na seção anterior para obter soluções aproximadas do problema da dinâmica populacional estágio-estruturado das cracas *Balanus glandula*. Em todas as simulações numéricas, a condição inicial para as larvas é definida como zero em todo o domínio de estudo e para os adultos considera-se que 100 000 adultos reprodutores /100m de linha costeira estão homogeneamente distribuídos ao longo da costa (10% de cobertura de adultos). Além disso, o coeficiente de difusão turbulenta é assumido constante ($k = 10m^2/s$), pré-estabelecemos $tol = 1 \times 10^{-3}$, o passo no tempo $\Delta t = 8h$ e utilizamos uma malha retangular uniforme com 60x60 elementos.

Para investigar a influência das correntes oceânicas na distribuição e abundância das cracas adultas na linha costeira, são consideradas duas diferentes representações de campos de velocidades determinadas através dos dados da velocidade (intensidade e direção) coletados em doze pontos (estações) do domínio de estudo. A posição das estações e o correspondente vetor de velocidade são apresentados na Tabela 6.1. O papel da velocidade de escoamento é também investigado, de modo que nesta tabela define-se a intensidade de velocidade característica \bar{v} e assume-se que para cada campo de escoamento uma série de experimentos é realizada em que \bar{v} é igual a 0, 25cm/s, 1cm/s e 4cm/s.

O primeiro campo de escoamento é mostrado na figura 6.1 e representa um escoamento paralelo à costa que sofre uma recirculação. O segundo campo é ilustrado na figura 6.2. Ele reproduz o padrão de escoamento em que uma corrente aproxima-se perpendicularmente da costa e então divide-se em duas componentes ortogo-

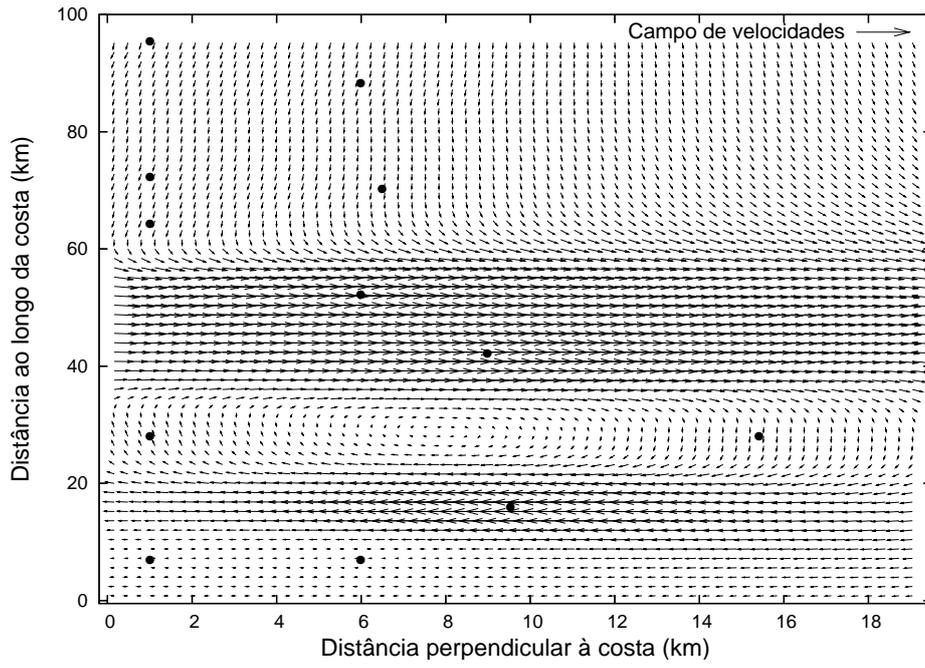


Figura 6.1: Campo de escoamento I.

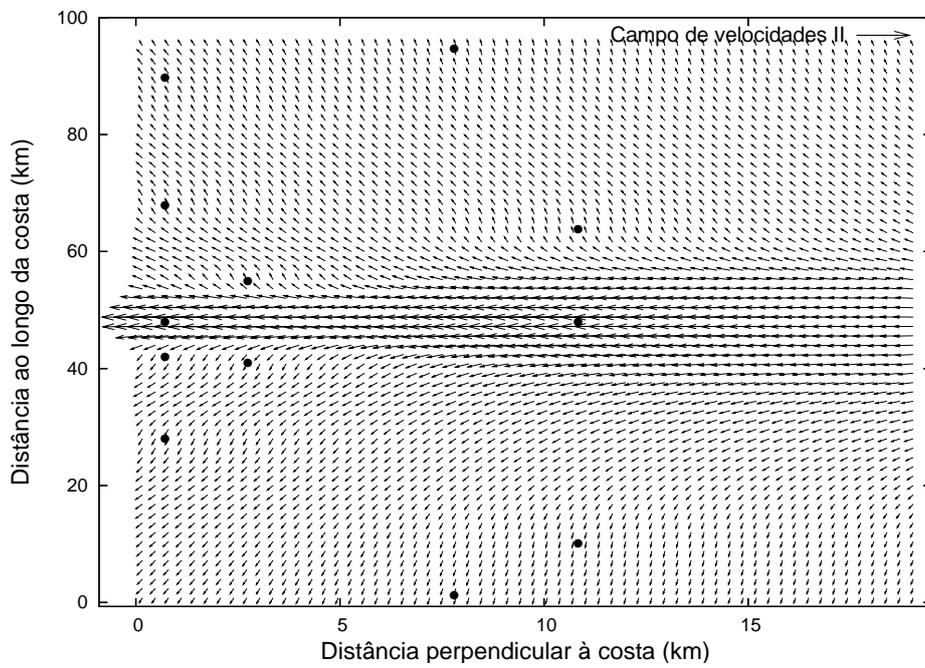


Figura 6.2: Campo de escoamento II.

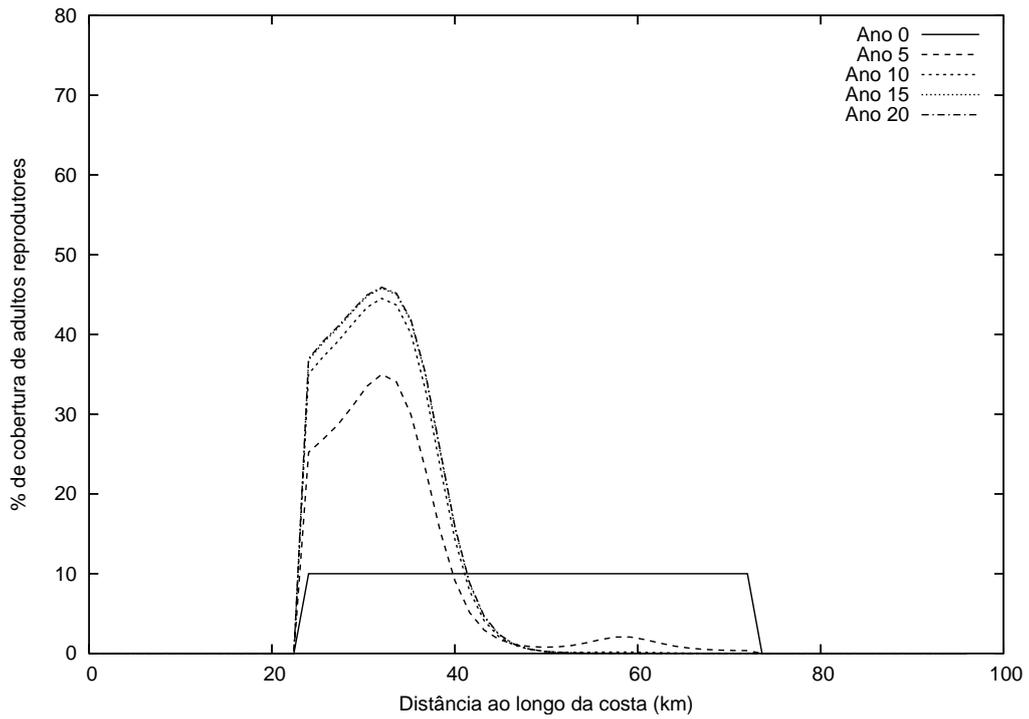
Tabela 6.1: Posição das estações (km) e os correspondentes valores da velocidade (cm/s).

Estação n	Campo I				Campo II			
	x	y	v_x^s	v_y^s	x	y	v_x^s	v_y^s
1	1	95	0	$-\bar{v}$	8	95	0	\bar{v}
2	6	88	0	$-\bar{v}$	1	90	0	\bar{v}
3	1	72	0	$-\bar{v}$	1	68	0	\bar{v}
4	4	70	0	$-\bar{v}$	11	64	0	\bar{v}
5	1	64	0	$-\bar{v}$	3	55	0	\bar{v}
6	6	52	\bar{v}	0	1	48	$-\bar{v}$	0
7	9	42	\bar{v}	0	11	48	$-\bar{v}$	0
8	1	28	0	$\bar{v}/1.1$	1	42	0	$-\bar{v}$
9	15.4	28	0	$-\bar{v}/1.1$	3	41	0	$-\bar{v}$
10	9.6	16	$-\bar{v}/1.1$	0	1	28	0	$-\bar{v}$
11	1	7	$-\bar{v}/11$	0	11	10	0	$-\bar{v}$
12	6	7	$-\bar{v}/11$	0	8	1	0	$-\bar{v}$

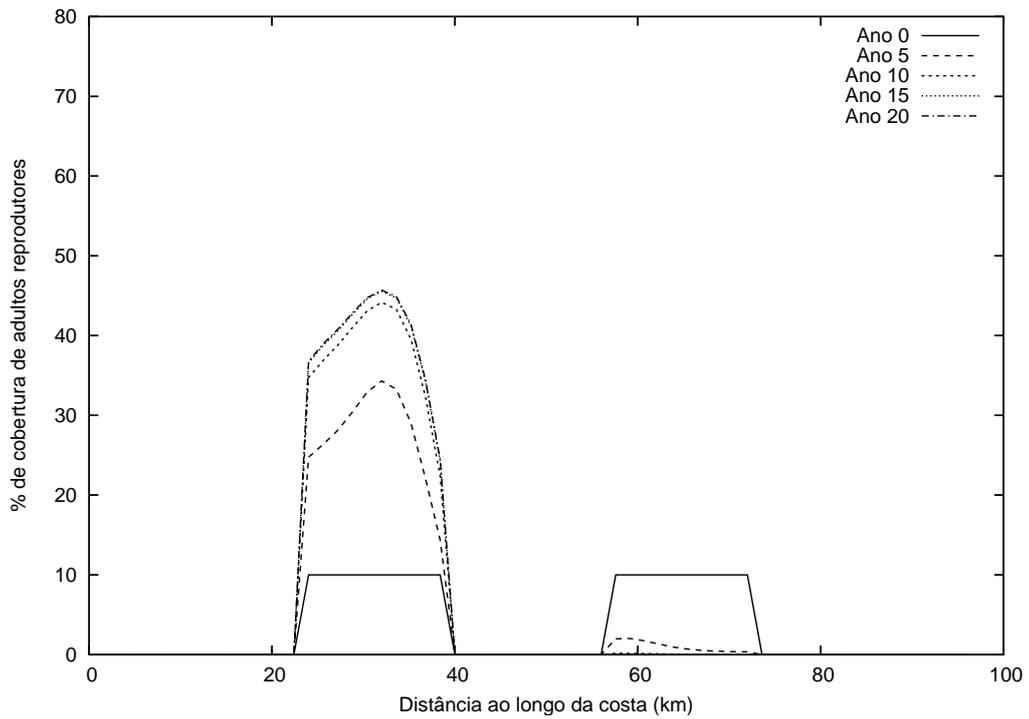
nais de direções opostas (escoamento divergente) [Gaylord e Gaines, 2000]. Cada um destes campos de escoamento é simulado considerando as seguintes condições costeiras: habitat contínuo, no qual 50% da parte central da linha costeira é formada por habitat apropriado ao assentamento das cracas (figura 2.1(a)); habitat seccionado (figura 2.1(b)), em que a região central da costa é dividida em três seções, duas apropriadas (norte e sul) e uma inadequada para o assentamento.

6.2.1 Campo de Escoamento I

As figuras 6.3(a-b) ilustram a distribuição de adultos na linha costeira resultante do campo de escoamento I e da intensidade característica da velocidade de $1cm/s$ nos habitats contínuo e seccionado, respectivamente. Para o habitat contínuo, a figura 6.3(a) mostra o crescimento da população até um nível de equilíbrio, alcançado em 15 *anos*. Observa-se que os organismos se concentram primeiramente na região sul, adjacente à região de recirculação. Na parte norte do substrato rochoso a população decai para a extinção. Isto ocorre devido ao transporte de larvas que, inicialmente, carrega as larvas a jusante e, em seguida, para a zona de recirculação. Para o habitat seccionado, a figura 6.3(b) exhibe um resultado similar.

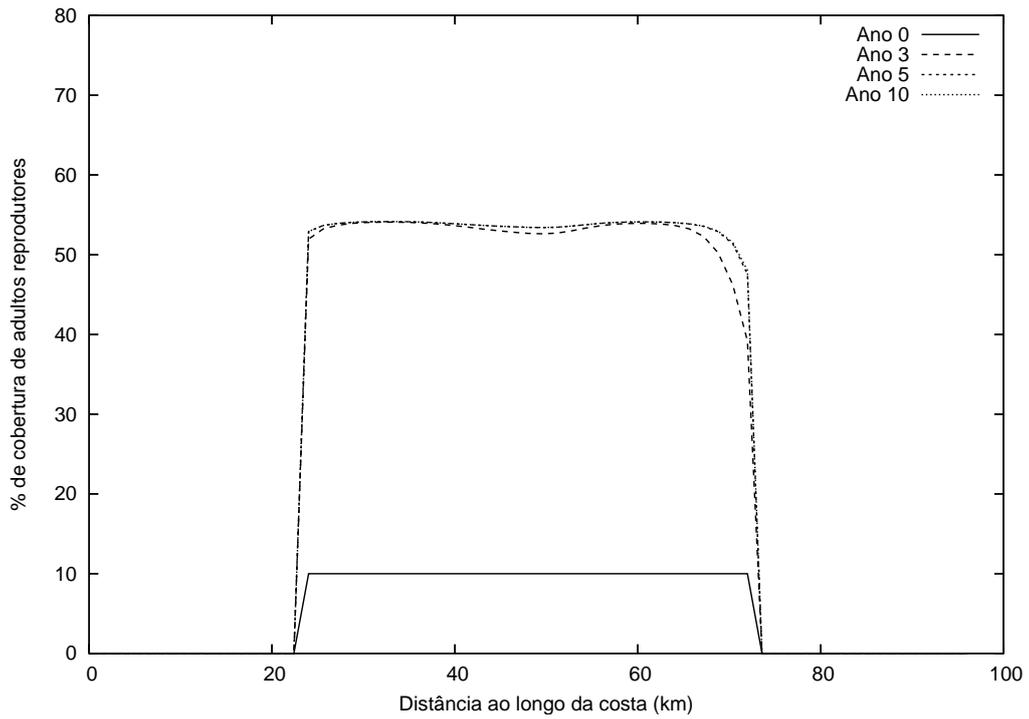


(a) Habitat contínuo.

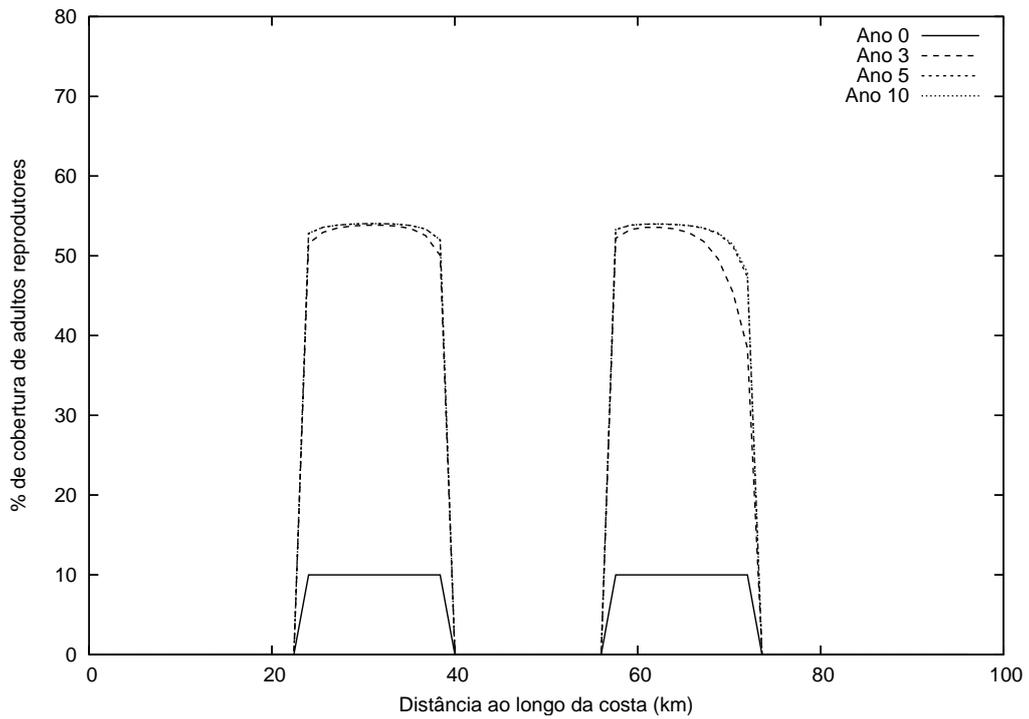


(b) Habitat seccionado.

Figura 6.3: Campo de escoamento I (1cm/s): distribuição de adultos ao longo da costa.

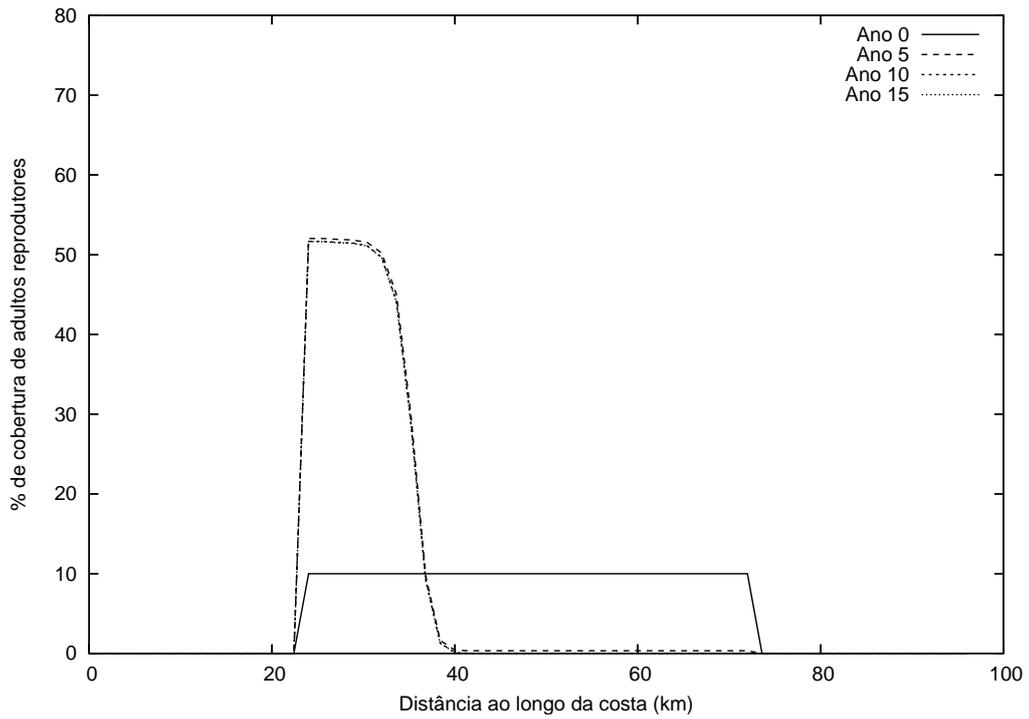


(a) Habitat contínuo.

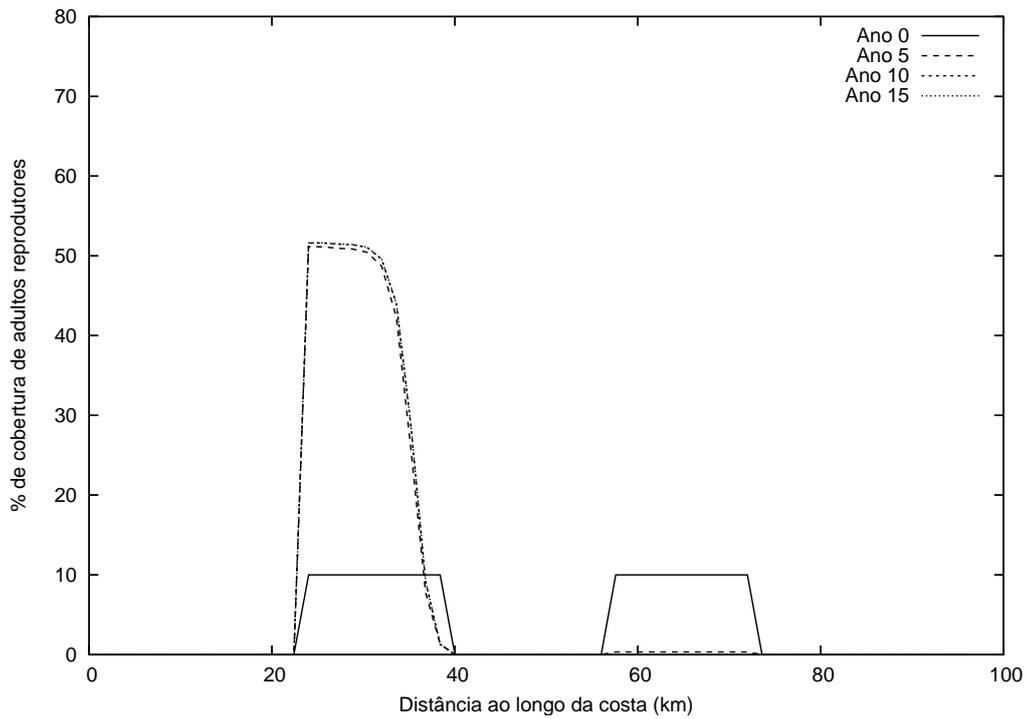


(b) Habitat seccionado.

Figura 6.4: Campo de escoamento I ($0,25\text{cm/s}$): distribuição de adultos ao longo da costa.



(a) Habitat contínuo.



(b) Habitat seccionado.

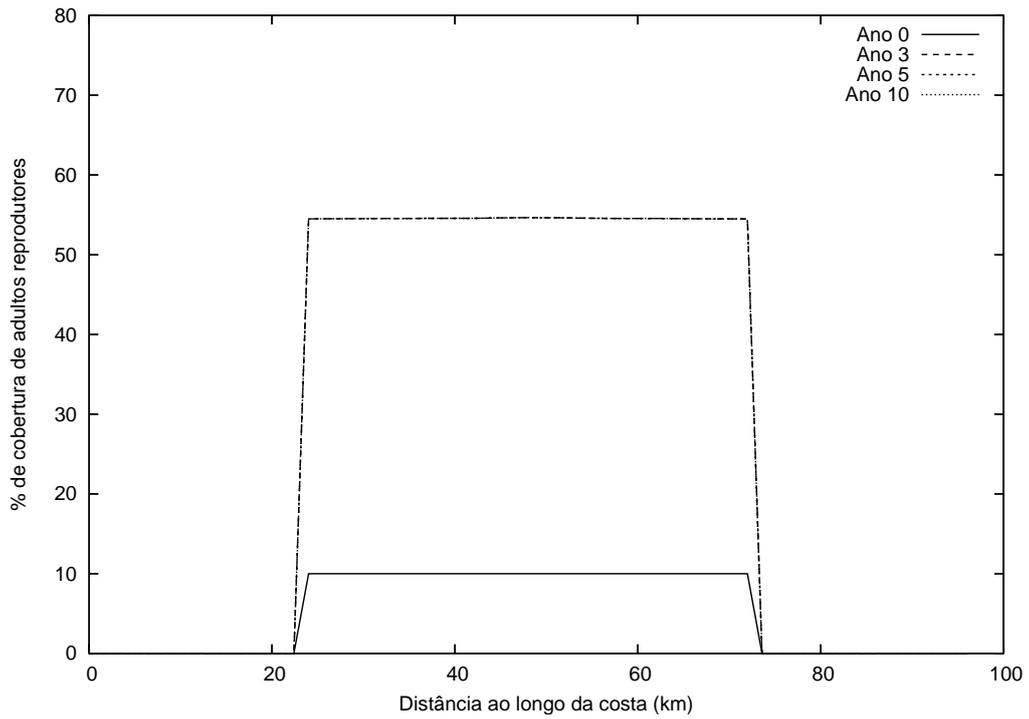
Figura 6.5: Campo de escoamento I (4cm/s): distribuição de adultos ao longo da costa.

Na seção sul, a população de adultos cresce até um nível de equilíbrio enquanto que na seção norte a população de adultos extingue-se sem ter alcançado valores significativos.

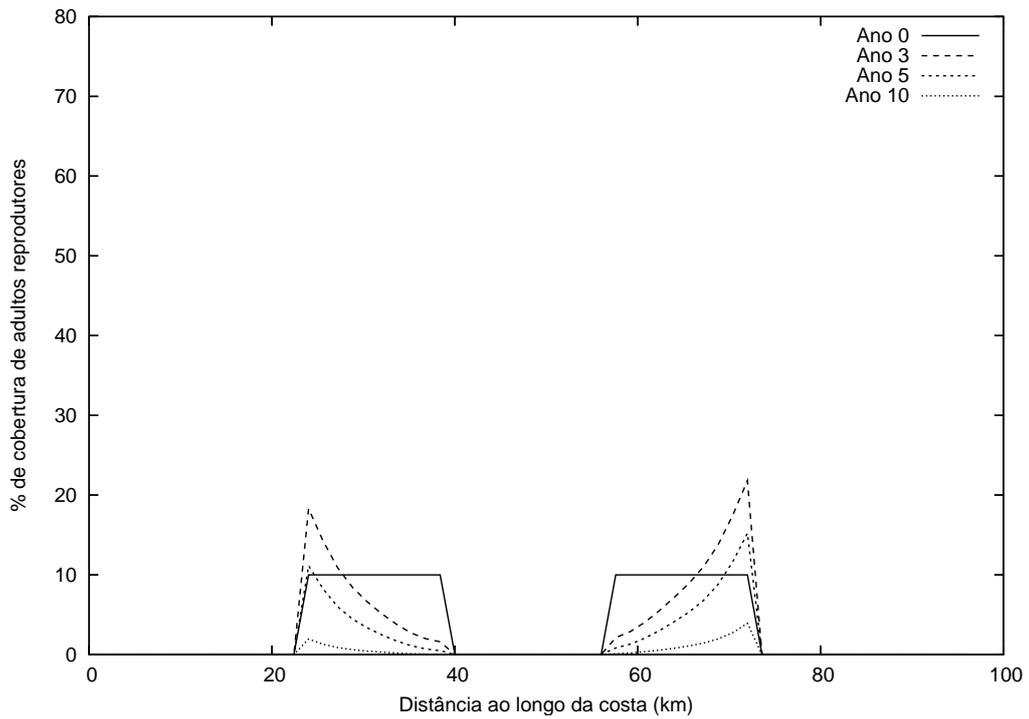
Quando a intensidade característica decresce para $0,25\text{cm/s}$, a distribuição de adultos na linha costeira tende a ser independente da velocidade, como mostra a figura 6.4. Para este campo de velocidades, a população de adultos é quase uniforme e isto deve-se principalmente à qualidade do habitat. Por outro lado, quando \bar{v} aumenta para 4cm/s a população de cracas concentra-se na região sul, próxima à região de recirculação do oceano, crescendo até um nível de equilíbrio ser alcançado em cerca de 10 *anos*. No resto do habitat, a espécie vai rapidamente para a extinção (figura 6.5(a)). Para o habitat seccionado, o comportamento qualitativo nas seções sul e norte é o mesmo que o anterior (figura 6.5(b)). O perfil de velocidades deste campo de escoamento permite que as larvas retornem à costa antes do final do estágio de competência. Estes resultados apontam para a importância dos mecanismos de retenção de larvas na vizinhança da linha costeira sobre a persistência da população dos organismos marinhos sésseis.

6.2.2 Campo de Escoamento II

A figura 6.6 apresenta os resultados quando considera-se o campo de escoamento II e $\bar{v} = 1\text{cm/s}$. Para o habitat contínuo, a figura 6.6(a) mostra que a população cresce rapidamente da condição inicial (10% de cobertura) para um nível de equilíbrio (aproximadamente 55% de cobertura), alcançado em 5 anos. Para o habitat seccionado, nota-se um resultado muito diferente (figuras 6.6(b)). Verifica-se que a população de adultos dos habitats sul e norte, desloca-se em direção ao sul e ao norte, respectivamente, antes de sua extinção. Isto indica que a persistência da população de cracas ocorre devido a presença dos adultos na região central, adjacente à corrente perpendicular a qual empurra as larvas para a costa. No primeiro caso, as larvas produzidas pelos adultos da região central durante a estação reprodutiva podem ser levadas em direção ao sul ou ao norte quando a cor-

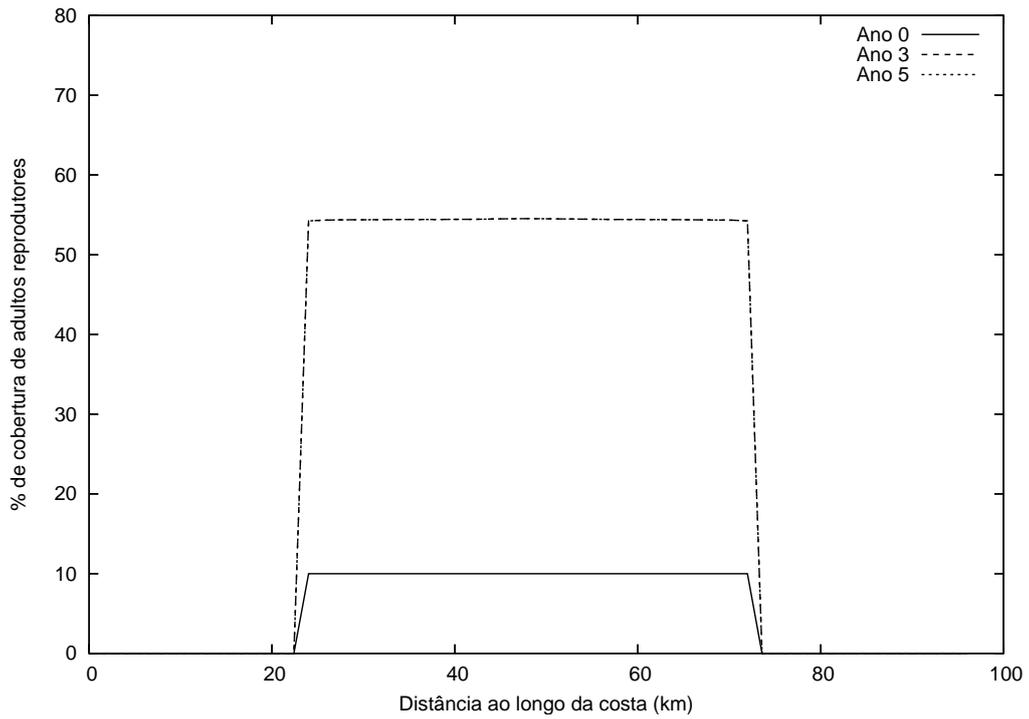


(a) Habitat contínuo.

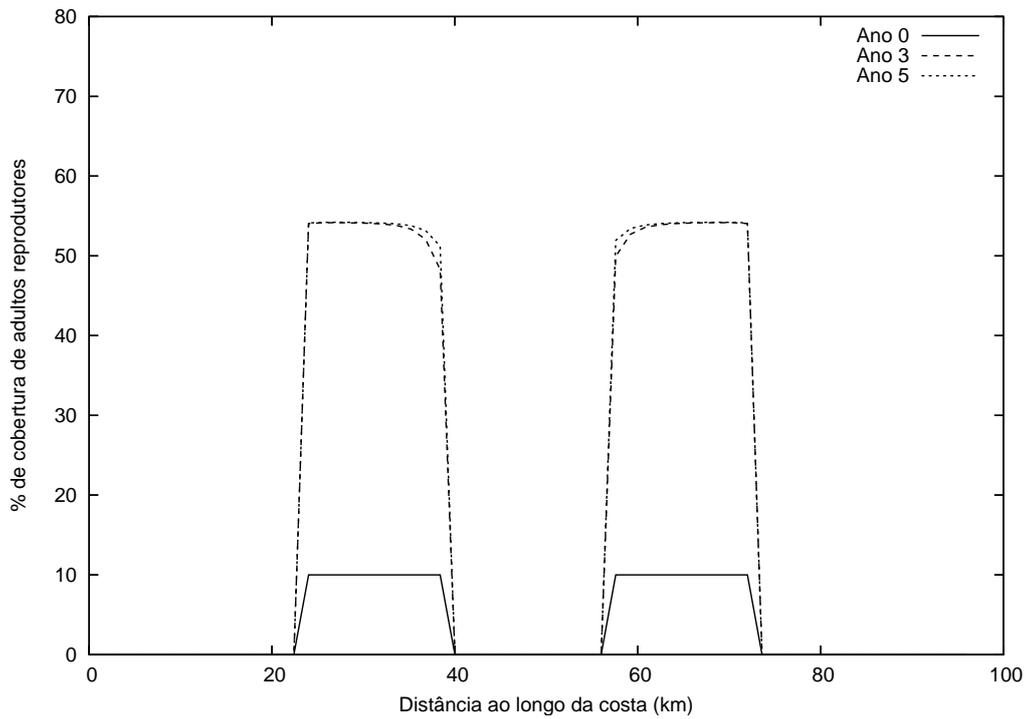


(b) Habitat seccionado.

Figura 6.6: Campo de escoamento II (1cm/s): distribuição de adultos ao longo da costa.

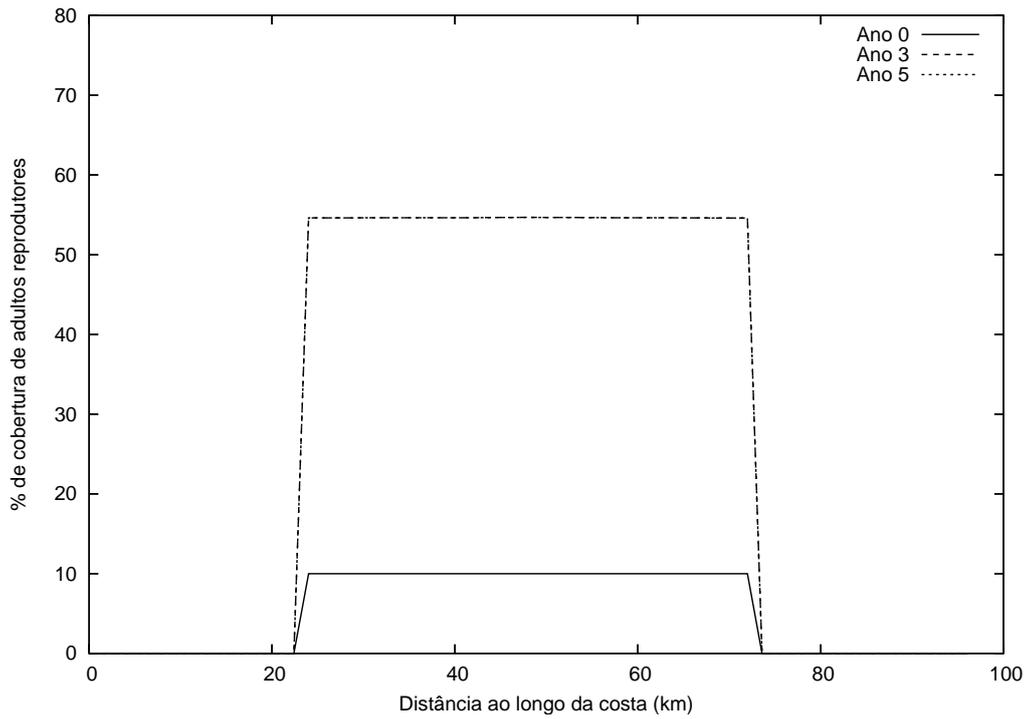


(a) Habitat contínuo.

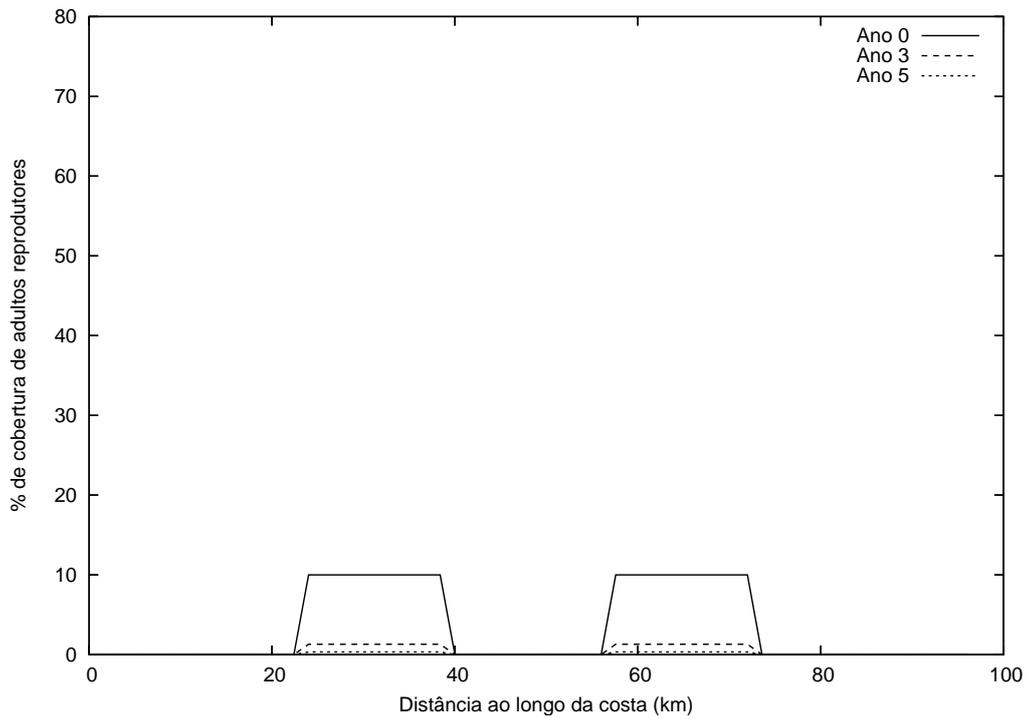


(b) Habitat seccionado.

Figura 6.7: Campo de escoamento II ($0,25\text{cm/s}$): distribuição de adultos ao longo da costa.



(a) Habitat contínuo.



(b) Habitat seccionado.

Figura 6.8: Campo de escoamento II (4cm/s): distribuição de adultos ao longo da costa.

rente é dividida. Deste modo, elas podem assentar quando colidem com o habitat remanescente. No segundo caso, as larvas produzidas nas seções apropriadas para o assentamento são transportadas para longe destes habitats.

Semelhantemente ao campo de escoamento I, um decréscimo na intensidade característica da velocidade também causa o decréscimo da dependência da distribuição de adultos na linha costeira com o padrão de escoamento, como mostra a figura 6.7 para $\bar{v} = 0,25\text{cm/s}$. A abundância de adultos é mais uniforme do que a apresentada no padrão de escoamento anterior e depende quase exclusivamente da qualidade do habitat. Quando \bar{v} aumenta para 4cm/s a população alcança o estado de equilíbrio muito rapidamente no habitat contínuo (figura 6.8(a)) e quase que com a mesma rapidez vai para a extinção no habitat seccionado (figura 6.8(b)).

6.3 Discussão

Em face da grande impotência do processo de transporte na distribuição e abundância dos organismos marinhos com ciclo de vida complexo, o principal objetivo da modelagem apresentada neste capítulo foi introduzir uma descrição mais realista das correntes marinhas e, conseqüentemente, de seus efeitos sobre a dinâmica populacional destes organismos. A técnica utilizada permite a construção de padrões de correntes mais complexos os quais não poderiam ser reproduzidos na modelagem da dinâmica das larvas sem o uso desta ferramenta.

Foram apresentados alguns cenários que ajudam o entendimento dos efeitos qualitativos dos padrões de escoamento aproximados e dos níveis de advecção sobre a dinâmica da população na costa. Embora os resultados mostrem que as correntes costeiras podem afetar a abundância e a distribuição de adultos independentemente da qualidade do habitat, verifica-se que a interação entre o habitat ocupado e o campo de escoamento influenciam o processo de dispersão das larvas e, portanto, a persistência ou a extinção da espécie. Além disso, nota-se que mecanismos de retenção de larvas junto à costa pode garantir a persistência da espécie, uma vez que na natureza são encontrados padrões de correntes marinhas costeiras com

velocidade superiores às apresentadas neste estudo. Este resultado sugere que uma representação mais realista dos padrões de correntes e do contorno da costa podem beneficiar a modelagem do sistema.

Capítulo 7

Conclusão

Com o objetivo de entender, explicar e prever como as interações entre o meio ambiente (fatores bióticos e abióticos) e os organismos de uma espécie marinha com uma fase adulta sésil restrita a linha costeira e uma fase larval planctônica determinam as mudanças na abundância e distribuição desta população, neste trabalho, incorporamos ao modelo apresentado em [Gaylord e Gaines, 2000] diversos processos abióticos e bióticos que ocorrem pré- e pós-assentamento. Basicamente, para cada espécie considerada, os modelos apresentados consistem de uma equação transiente de advecção-difusão-reação para descrever a dinâmica das larvas acoplada à uma equação que modela a taxa entre ganhos e perdas da população de adultos na costa. A resolução numérica dos problemas propostos foram obtidas usando-se o método de Galerkin com elementos finitos bilineares para a discretização espacial e o método de diferenças finitas (Euler implícito) para discretizar as variáveis temporais. A metodologia proposta para a aproximação dos modelos matemáticos fornece uma ferramenta eficiente, confiável e flexível para o estudo da dinâmica das populações consideradas e permite a simulação de uma grande variedade de problemas populacionais. Alguns resultados numéricos puderam ser comparados com as soluções exatas e mostraram a precisão e estabilidade da solução aproximada.

A metodologia desenvolvida permitiu avaliar os efeitos de diversos padrões de escoamento, incluindo o fenômeno de ressurgência costeira, sobre a dinâmica das cracas *Balanus glandula* cujo ciclo de vida está mais bem representado. Foram a-

nalizadas as influências de efeitos abióticos sobre a dinâmica da população costeira. À partir de informações laboratoriais (encontradas na literatura) sobre a influência da temperatura e disponibilidade de nutrientes na duração dos diversos estágios presentes no ciclo de vida, pudemos avaliar possíveis cenários e suas conseqüências sobre a população costeira adulta. Estes testes só foram possíveis devido à representação estruturada em estágios do ciclo de vida e identificaram a importância deste efeito sobre a população costeira.

Identificamos que a qualidade do habitat, por si só, não é garantia de viabilidade da população já que esta é fortemente influenciada pela circulação costeira. Isto indica o papel fundamental da análise integrada de fenômenos físicos e biológicos para a avaliação de áreas costeiras, sob os pontos de vista de conservação e econômico. Este é o caso, por exemplo, da definição de áreas de proteção. Testes numéricos foram realizados para avaliar as possíveis conseqüências de alterações da temperatura das águas oceânicas sobre a dinâmica das larvas, as quais, por sua vez, determinam a população de adultos na costa.

Neste contexto, sendo de grande importância a representação realista dos aspectos físicos no modelo integrado, desenvolvemos um procedimento bastante simples para a representação do campo de velocidades global. À partir de medidas físicas discretas deste campo vetorial, procedimento usualmente seguido em várias áreas da ciência, um modelo de diagnóstico constrói o campo de velocidades, fisicamente relevante, que é incorporado ao modelo de transporte. Esta ferramenta pode ser estendida futuramente para a representação de outras fenomenologias.

Relações de competição intra- e interespecífica e predação foram analisadas sob a ótica de diversos efeitos físicos. No contexto da modelagem do ciclo de vida, a estrutura adotada permite a incorporação de refinamentos na busca de modelos mais realistas, sendo primordial a cooperação multidisciplinar para futuros desenvolvimentos.

Finalmente, considerando o fato de que a costa foi representada por uma linha reta e que a dispersão das larvas foi governada por campos de escoamento

estacionários, propõe-se algumas extensões naturais do modelo desenvolvido que incluem uma representação mais realista da zona de entre-marés e dos processos de circulação oceânica. Este último pode ser realizado através da construção de vários campos de velocidades com base em valores médios que caracterizem a circulação oceanográfica em um dado período. Posteriormente estes campos podem ser assimilados sequencialmente no modelo de transporte de larvas de modo que representem a evolução do processo durante todo o domínio temporal. Também, propõe-se a adaptação do modelo para o litoral de alguma região do Brasil para estudar a dinâmica populacional dos organismos marinhos desta região.

Referências Bibliográficas

- H. J. Abboud, N. C. Reis-Jr., A. B. Silveira, e J. M. Santos. Reconstrução do campo de vento tridimensional em regiões de topografia complexa usando clusters de computadores. In: **XXIV Iberian Latin American Congress on Computational Methods in Engineering (CILAMCE)**, Ouro Preto/MG, Brazil, 2003.
- S. Alexander e J. Roughgarden. Larval transport and population dynamics of intertidal barnacle: a coupled benthic/oceanic model. **Ecological Monographs**, 66(3):259–275, 1996.
- R. C. Almeida e R. S. Silva. A stable Petrov-Galerkin method for convection-dominated problems. **Computer Methods in Applied Mechanics and Engineering**, páginas 291–304, 1997.
- A. C. Anil, D. Desai, e L. Khandeparker. Larval development and metamorphosis in *Balanus amphitrite darwin* (cirripedia; thoracica): significance of food concentration, temperature and nucleic acids. **Journal of Plankton Research**, 263:125–141, 2001.
- M. Begon, J. L. Harper, e C. R. Townsend. **Ecology: individuals, populations and communities**. Blackwell Science Ltd, 1996.
- E. Bourget, J. DeGuise, e G. Daigle. Scales of substratum heterogeneity, structural complexity and the early establishment of a marine epibenthic community. **J. Exp. Mar. Biol. Ecol.**, 181:31–51, 1994.

- S. K. Brown e J. Roughgarden. Growth, morphology, and laboratory culture of larvae of *Balanus glandula* (Cirripedia: Thoracica). **J. Crustacean Biol.**, 5: 574–590, 1985.
- R. Cantrell e C. Cosner. **Spatial ecology via reaction-diffusion equations**. John Wiley & Sons, 2003.
- C. Carbonel e J. Valentin. Numerical modelling of phytoplankton bloom in the upwelling ecosystem of Cabo Frio (Brazil). **Ecological Modelling**, 116:135–148, 1999.
- J. H. Connell. Effects of competition, predation by *Thais lapillus*, and other factors on natural populations of the barnacle *Balanus balanoides*. **Ecological Monographs**, 31:61–104, 1961.
- S. Connolly e J. Roughgarden. Theory of marine communities: competition, predation, and recruitment-dependent interaction strength. **The American Naturalist**, 151(4):311–326, 1998.
- S. Connolly e J. Roughgarden. Theory of marine communities: competition, predation, and recruitment-dependent interaction strength. **Ecological Monographs**, 69(3):277–296, 1999.
- R. Coutinho. Avaliação e ações prioritárias para a zona costeira e marinha, 2007.
- J. Delany, A. Myers, D. McGrath, R. O’Riordan, e A. Power. Role of early post-settlement mortality and ‘supply-side’ ecology in settling patterns of intertidal distribution in the chthamalid barnacles *Chthamalus stellatus* and *C. montagui*. **Marine Ecology Progress Series**, 249:207–214, 2003.
- S. A. Delphin. **Métodos numéricos para resolução de problemas da dinâmica populacional**. Dissertação de mestrado, LNCC, Laboratório Nacional de Computação Científica, 2005.

- J. E. Eckman. Closing the larval loop: linking larval ecology to the population dynamics of marine benthic invertebrates. **Journal of Experimental Marine Biology and Ecology**, 200:207–237, 1996.
- D. Eggleston e D. Amstrong. Pre- and post-settlement determinants of estuarine dungeness crab recruitment. **Ecological Monographs**, 65(2):193–216, 1995.
- C. Ellien, E. Thiébaud, A. Barnay, J. Dauvin, F. Gentil, e J. Salomon. The influence of variability in larval dispersal on the dynamics of a marine metapopulation in the eastern channel. **Oceanologica Acta**, 23:423–442, 2000.
- C. Ellien, E. Thiébaud, F. Dumas, J. Salomon, e P. Nival. A modeling study of the respective role of hydrodynamic processes and larval mortality of benthic invertebrates: example of *pectinaria koreli* (Annelida: Polychaeta) in the Bay of Seine. **Journal of Plankton Research**, 26:117–132, 2004.
- M. S. Ferreira. **Contaminação Mercurial em pescado capturado na Lagoa Rodrigo de Freitas - Rio de Janeiro**. Dissertação de mestrado, UFF, Universidade Federal Fluminense - Programa de Pós-Graduação em Medicina Veterinária, 2006.
- S. Gaines, B. Gaylord, e J. L. Largier. Avoiding current oversights in marine reserve design. **Ecological Applications**, 13:S32–S46, 2003.
- S. Gaines e J. Roughgarden. Larval settlement rate: a leading determinant of structure in an ecological community of the marine intertidal zone. **J. Crustacean Biol.**, 82:3707–3711, 1985.
- B. Gaylord e S. Gaines. Temperature or transport? Range limits in marine species mediated solely by flow. **The American naturalist**, 155:769–789, 2000.
- A. E. Gill. **Atmosphere-Ocean Dynamics**. Academic Press, 1982.
- M. F. Gomes. **Variações Espaciais e Sazonais na Composição e Estrutura da comunidade macrobêntica na plataforma continental e talude su-**

- perior de Cabo Frio, Rio de Janeiro, Brasil. Dissertação de mestrado, USP, Universidade de São Paulo - Instituto Oceanográfico, 2006.
- T. G. Hallam, S. A. Levin, e L. J. Gross. **Applied Mathematical Ecology**. Springer-Verlag, 1989.
- C. Hirsch. **Numerical Computation of Internal and External Flows**, volume 1. John Wiley & Sons, 1988.
- E. E. Homes, M. A. Lewis, J. Banks, e R. Veit. Partial differential equations in ecology: spatial interactions and population dynamics. **Ecology**, 75(1):17–29, 1994.
- T. J. R. Hughes. **The Finite Element Method - Linear Static and Dynamic Finite Element Analysis**. Dover Publications, Inc., 2000.
- H. Hunt e R. Scheibling. Role of early post-settlement mortality in recruitment of benthic marine invertebrates. **Marine Ecology Progress Series**, 155:269–301, 1997.
- D. Jiang, H. Liu, e W. Wang. Test a modified surface wind interpolation scheme for complex terrain in a stable atmosphere. **Atmospheric Environment**, 35:4877–4885, 2001.
- J. L. Largier. Considerations in estimating larval dispersal distances from oceanographic data. **Ecological Applications**, 13:S71–S89, 2003.
- L. A. Levin. Recent progress in understanding larval dispersal: new directions and digressions. **Integrative and Comparative Biology**, 46:282–297, 2006.
- P. R. M. Lyra e R. C. Almeida. A preliminary study on the performance of stabilized finite element cfd methods on triangular, quadrilateral and mixed unstructured meshes. **Communications in Numerical Methods in Engineering**, 18:53–61, 2002.

- B. Menge, C. Blanchette, P. Raimondi, T. Freidenburg, S. Gaines, J. Lubchenco, D. Lohse, G. Hudson, M. Foley, e J. Pamplin. Species interactions strength: testing model predictions along an upwelling gradient. **Ecological Monographs**, 74(4):663–684, 2004.
- T. Minchinton e R. Scheibling. The influence of larval supply and settlement on the population structure of barnacles. **Ecology**, 72 (5):1867–1879, 1991.
- G. Montero, R. Montenegro, e J. M. Escobar. A 3-D diagnostic model for wind field adjustment. **Journal of Wind Engineering and Industrial Aerodynamics**, 74-76:249–261, 1998.
- G. Montero e N. Sanín. 3-D modelling of wind field adjustment using finite differences in a terrain conformal coordinate system. **Journal of Wind Engineering and Industrial Aerodynamics**, 89:471–488, 2001.
- P. Moore, J. Weissburg, J. Parrish, R. Zimmer-Faust, e G. Gerhardt. Spatial distribution of odors in simulated benthic boundary layers flows. **Journal of Chemical Ecology**, 20:225–279, 1994.
- E. P. Odum. **Ecologia**. Editora Guanabara, 1988.
- A. Okubo. Oceanic diffusion diagrams. **Deep-Sea Research**, 18:789–802, 1971.
- A. Okubo e S. A. Levin. **Diffusion and Ecological Problems - Modern Perspectives**. Springer, second edição, 2001.
- N. S. Panikov. **Microbial Growth Kinetics**. Chapman & Hall, first edição, 1995.
- A. Pfeiffer-Hoyt e M. McManus. Modeling the effects of environmental variability on balanus glandula larval development. **Journal of Plankton Research**, 27: 1211–1228, 2005.

- J. Pineda. Spatial and temporal patterns in barnacle settlement rate along a southern california rocky shore. **Marine Ecology Progress Series**, 107:125–138, 1994.
- J. Pineda e M. López. Temperature, stratification and barnacle larval settlement in two californian sites. **Continental Shelf Research**, 22:1183–1198, 2002.
- H. Possingham e J. Roughgarden. Spatial population dynamics of a marine organism with a complex life cycle. **Ecology**, 71:973–985, 1990.
- Jian-Wen Qiu e Pei-Yuan Qian. Effects of food availability, larval source and culture method on larval development of balanus amphitrite amphitrite darwin: implications for experimental design. **Journal Experimental Marine Biology and Ecology**, 217:47–61, 1997.
- K. Rektorys. **Variational Methods in Mathematics, Science and Engineering**. D. Reidel Publishing Company, second edição, 1980.
- S. Richards, H. Possingham, e B. Noye. Larval dispersion along a straight coast with tidal currents: complex distribution patterns from a simple model. **Marine Ecology Progress Series**, 122:59–71, 1995.
- A. P. C. Rio Doce, R. C. Almeida, e M. I. da S. Costa. An adaptive finite element model to investigate the interplay between circulation patterns and the dynamics of a marine organism. In: **Fourth Brazilian Symposium on Mathematical and Computational Biology / First International Symposium on Mathematical and Computational Biology, Ilhéus, Bahia**, volume I, páginas 56–76, 2005a.
- A. P. C. Rio Doce, R. C. Almeida, e M. I. da S. Costa. An age-structured finite element model for the population dynamics of a marine organism. In: **Fifth Brazilian Symposium on Mathematical and Computational Biology / Second International Symposium on Mathematical and Computational Biology, Petrópolis, Rio de Janeiro**, 2005b.

- A. P. C. Rio Doce, R. C. Almeida, e M. I. da S. Costa. Um modelo em elementos finitos para a dinâmica da população de um organismo marinho. In: **XXVI Iberian Latin American Congress on Computational Methods in Engineering (CILAMCE)**, CD, Guarapari, 2005c.
- J. Roughgarden, S. Gaines, e H. Possingham. Recruitment dynamics in complex life cycles. **Science**, 241:1460–1466, 1988.
- J. Roughgarden, T. Pennington, e S. Alexander. Dynamics of the rocky intertidal zone with remarks on generalization in ecology. **Phil. Trans. R. Soc. Lond.**, 343:79–85, 1994.
- D. Siegel, P. Kinlan, B. Gaylord, e S. Gaines. Lagrangian descriptions of marine larval dispersion. **Marine Ecology Progress Series**, 260:83–96, 2003.
- R. R. Strathmann, E. S. Branscomb, e K. Vedder. Fatal errors in set as a cost of dispersal and the influence of intertidal flora on set of barnacles. **Oecologia**, 48: 13–18, 1981.
- M. N. Tamburri, R. K. Zimmer-Faust, e M. L. Tamplin. Fatal errors in set as a cost of dispersal and the influence of intertidal flora on set of barnacles. **Biological Bulletin**, 183:327–338, 1992.
- D. Tilman e P. Kareiva. **Spatial Ecology: The role of space in population dynamics and interspecific interactions**. Princeton University Press, 1997.
- P. Turchin. **Quantitative analysis of movement: measuring and modeling population redistribution in animals and plants**. Sinauer Associates, 1998.
- J. Wilson e C. Osenberg. Experimental and observational patterns of density-dependent settlement and survival in the marine fish gobiosoma. **Oecologia**, 130:205–215, 2002.
- J.O. Zavaleta e P. A. Rossignol. Community-level analysis of risk of vector-borne

- disease. **Transactions of the Royal Society of Tropical Medicine and Hygiene**, 98:610–618, 2004.
- B. Zhao e Pei-Yuan Qian. Larval settlement and metamorphosis in the slipper limpet *crepidula onyx* (sowerby) in response to conspecific cues and the cues from biofilm. **Limnol. Oceanogr.**, 39(5):1075–1087, 1994.
- R. K. Zimmer-Faust e M. N. Tamburri. Chemical identity and ecological implications of a waterborne, larval settlement cue. **Transactions of the Royal Society of Tropical Medicine and Hygiene**, 98:610–618, 2004.

Apêndice A

A.1 Convergência e estabilidade

Neste apêndice, verifica-se experimentalmente a convergência e a estabilidade das soluções aproximadas, obtidas através da metodologia numérica apresentada no capítulo 2. Para podermos observar diretamente os efeitos da discretização no tempo e no espaço sobre a solução numérica, considera-se dois exemplos numéricos compostos por uma série de simulações com diferentes passos no tempo e malhas de elementos finitos. No primeiro exemplo, diferentes valores de passo no tempo ($\Delta t = 8h, 4h, 2h, 1, 11h, 0, 55h$ e $0, 28$) são usados para resolver o problema da dinâmica populacional das cracas *Balanus glandula* em um domínio computacional unidimensional definido como $\Omega = [0, x_f]$, discretizado em 200 elementos finitos igualmente espaçados. Considera-se que o transporte de larvas ocorre por difusão e advecção ($v_x = 0.3cm/s$) e que a frente de ressurgência (x_f) está localizada a $19,2km$ da costa. A figura A.1 mostra a variação do percentual de adultos reprodutores na costa em relação ao tempo, verifica-se que quando se diminui o tamanho do passo no tempo as soluções são convergentes no tempo/apresentam convergência temporal. Estas soluções são ligeiramente diferentes apenas nos dois primeiros anos e depois que um comportamento estacionário, caracterizado por um ciclo limite, é alcançado elas não mais diferem. Este ciclo limite é representado pelo crescimento da população de adultos devido ao assentamento das larvas e o decréscimo desta população devido à mortalidade dos adultos e das larvas.

No segundo exemplo, a convergência da solução aproximada em elementos

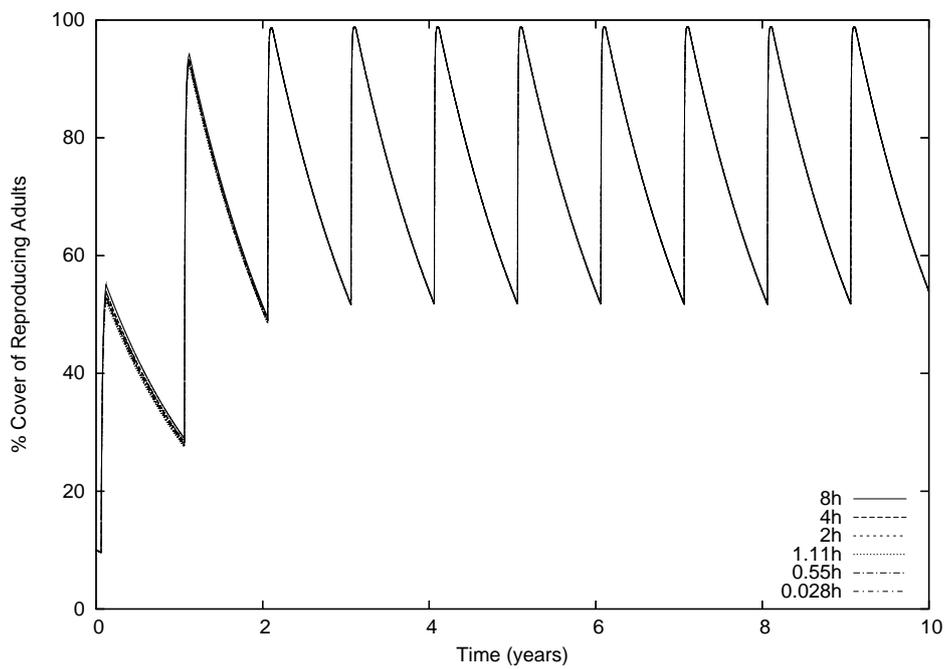
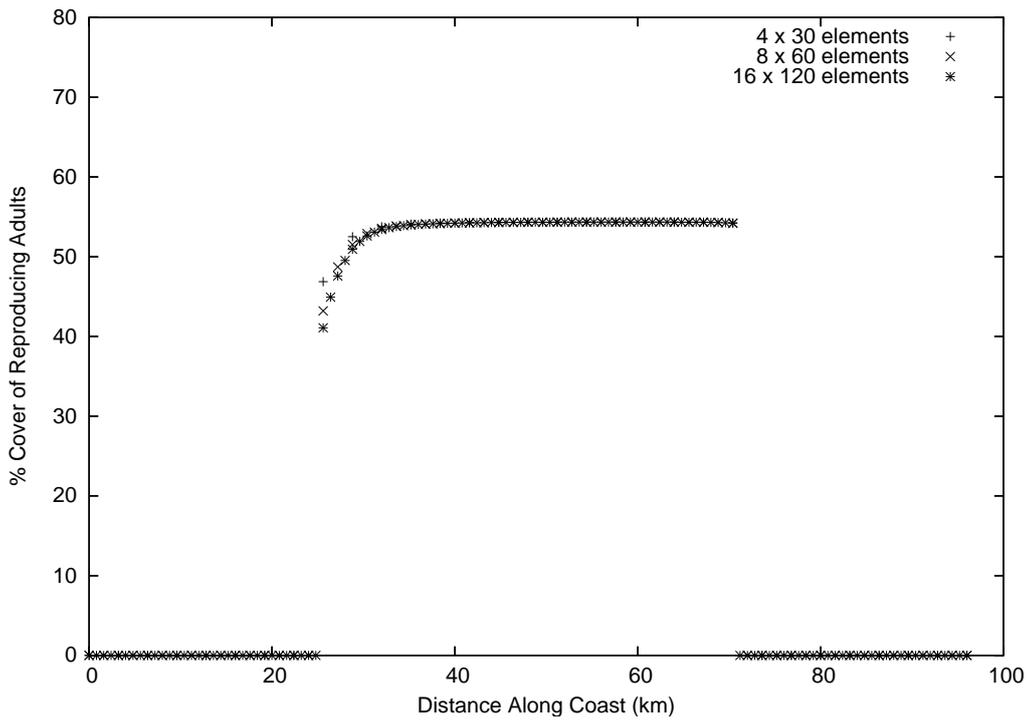


Figura A.1: Teste de convergência temporal.

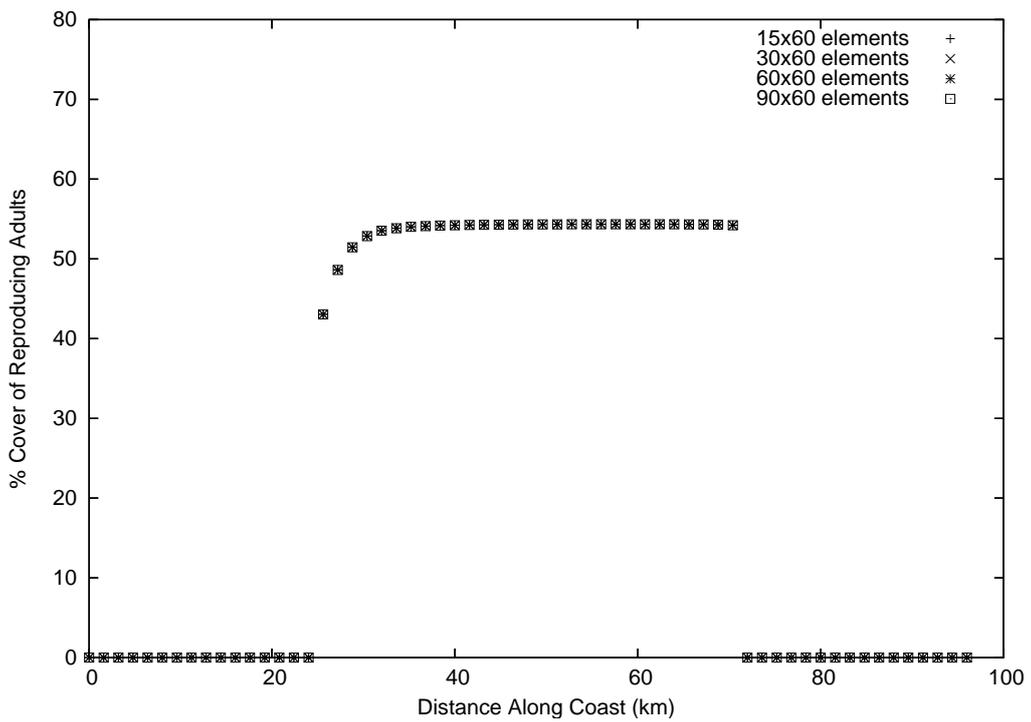
finitos é estudada usando-se três malhas uniformes diferentes (4×30 , 8×60 e 16×120 elementos) no domínio bidimensional apresentado previamente na figura 2.1. Neste caso, também considera-se que o transporte de larvas é dado por difusão e advecção (escoamento paralelo à costa com velocidade constante igual a $v_y = 0,3\text{cm/s}$). O parâmetro de discretização temporal utilizado é $\Delta t = 8h$. Os resultados da distribuição de adultos reprodutores ao longo do substrato rochoso da linha costeira em condição de equilíbrio são exibidos na figura A.2(a) a fim de se comparar o efeito do tamanho da malha sobre as soluções. A convergência é claramente alcançada quando a malha é refinada.

O mesmo comportamento é obtido para as malhas não uniformes. Isto é ilustrado nas soluções apresentadas na figura A.2(b) que foram obtidas mantendo-se constante o número de elementos finitos na direção y e variando-se o número de elementos na direção x (15×60 , 30×60 , 60×60 e 90×60 elementos). Observa-se para este padrão de escoamento que as soluções em elementos finitos na costa não dependem do número de elementos na direção x .

Para todos os padrões de escoamento e níveis de velocidades consideradas neste trabalho as soluções foram estáveis, livres de oscilações espúrias.



(a)



(b) Espécie subordinada

Figura A.2: Teste de convergência para o refinamento da malha para a variação dos elementos nas direções x e y (a) e na direção x (b).

Livros Grátis

(<http://www.livrosgratis.com.br>)

Milhares de Livros para Download:

[Baixar livros de Administração](#)

[Baixar livros de Agronomia](#)

[Baixar livros de Arquitetura](#)

[Baixar livros de Artes](#)

[Baixar livros de Astronomia](#)

[Baixar livros de Biologia Geral](#)

[Baixar livros de Ciência da Computação](#)

[Baixar livros de Ciência da Informação](#)

[Baixar livros de Ciência Política](#)

[Baixar livros de Ciências da Saúde](#)

[Baixar livros de Comunicação](#)

[Baixar livros do Conselho Nacional de Educação - CNE](#)

[Baixar livros de Defesa civil](#)

[Baixar livros de Direito](#)

[Baixar livros de Direitos humanos](#)

[Baixar livros de Economia](#)

[Baixar livros de Economia Doméstica](#)

[Baixar livros de Educação](#)

[Baixar livros de Educação - Trânsito](#)

[Baixar livros de Educação Física](#)

[Baixar livros de Engenharia Aeroespacial](#)

[Baixar livros de Farmácia](#)

[Baixar livros de Filosofia](#)

[Baixar livros de Física](#)

[Baixar livros de Geociências](#)

[Baixar livros de Geografia](#)

[Baixar livros de História](#)

[Baixar livros de Línguas](#)

[Baixar livros de Literatura](#)
[Baixar livros de Literatura de Cordel](#)
[Baixar livros de Literatura Infantil](#)
[Baixar livros de Matemática](#)
[Baixar livros de Medicina](#)
[Baixar livros de Medicina Veterinária](#)
[Baixar livros de Meio Ambiente](#)
[Baixar livros de Meteorologia](#)
[Baixar Monografias e TCC](#)
[Baixar livros Multidisciplinar](#)
[Baixar livros de Música](#)
[Baixar livros de Psicologia](#)
[Baixar livros de Química](#)
[Baixar livros de Saúde Coletiva](#)
[Baixar livros de Serviço Social](#)
[Baixar livros de Sociologia](#)
[Baixar livros de Teologia](#)
[Baixar livros de Trabalho](#)
[Baixar livros de Turismo](#)